au C.N.R.S. : A.O.6086

Aix Marseille

THÈSE

DE DOCTORAT D'ÉTAT

présentée

AU CENTRE SAINT-CHARLES

DE L'UNIVERSITÉ DE PROVENCE

par

Claude ROGER

POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES

LES EUPHAUSIACES DU PACIFIQUE ÉQUATORIAL ET SUD-TROPICAL : Zoogéographie, Ecologie, Biologie et Situation Trophique

PREMIÈRE PARTIE

Soutenue le 18 DEC. 1971 devant la Commission d'Examen :

Mme M.L. FURNESTIN ..... Présidente

MM. P. BOUGIS, R. AMAR } .... Examinateurs

O. R. S. T. O. M.

1971

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41547005_0003

au C.N.R.S. : A.O.6086

THÈSE

DE DOCTORAT D'ÉTAT

présentée

AU CENTRE SAINT-CHARLES

DE L'UNIVERSITÉ DE PROVENCE

par

Claude ROGER

POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES

LES EUPHAUSIACES DU PACIFIQUE ÉQUATORIAL ET SUD-TROPICAL : Zoogéographie, Ecologie, Biologie et Situation Trophique

PREMIÈRE PARTIE

Soutenue le devant la Commission d'Examen :

Mme M.L. FURNESTIN ..... Présidente

MM. P. BOUGIS, R. AMAR .... Examinateurs

O. R. S. T. O. M.

1971

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Université de Provence

U.E.R. Scientifiques

Président : F. BOREL

Secrétaire général : C. MOYNAULT

PROFESSEURS

MM.	J. VALENSI	Mécanique expérimentale des fluides
	P. ROUARD	Physique générale
	P. DESNUELLE	Chimie biologique
	M. ABELOOS	Biologie générale
	M. MERICOUX	Physique industrielle
	C. FEHRENBACH	Astronomie
	A. FAVRE	Mécanique de l'atmosphère et météorologie
	A. GUILLEMONAT	Chimie industrielle
	G. CARPENI	Chimie
	Y. DOUCET	Physique
	JM. SOURIAU	Méthodes mathématiques de la physique
	J. METZGER	Chimie
	L. FOURES	Mathématiques
	D. MALE	Physique
	G. BODIOU	Mathématiques appliquées
	M. NAUDET	Chimie des corps gras
	P. BOUSQUET	Physique
	P. PESTEIL	Physique
	P. CASAL	Mécanique rationnelle et appliquée

G. GOUVERNET	Géologie appliquée
A. VISCONTI	Physique théorique
A. BLANCHARD	Mathématiques générales
M. DUSSARDIER	Physiologie animale
M. PERROT	Physique
P. QUEZEL	Botanique
E. CRAUSSE	Physique (Avignon)
A. JULG	Chimie théorique
S. TAXY (Mme)	Géologie historique
F. TESSIER	Géologie générale
ML.FURNESTIN (Mme)	Biologie animale
M. BERTRAND	Chimie
J. TROMPETTE	Physique
M. LAFFITTE	Chimie
R. FRAISSE	Mathématiques
C. BLANCHARD (Mme)	Mathématiques
R. NEGRE	Biologie végétale
R. COULON	Physique
R. KERN	Minéralogie
L. SIDERIADES	Physique
JM.SURZUR	Chimie organique
H. CHANTREL	Physique de l'espace
J. SOUGY	Géologie
J. HERVE	Electronique
H. BODOT	Chimie
J. CHOUTEAU	Physiologie animale
R. PHILIP	Physique
L. CAPELLA	Minéralogie
P. BILLARD	Mathématiques
M. BONNEAU	Mathématiques
JC.TRAYNARD	Chimie industrielle
C. CLARION (Mlle)	Mécanique des fluides
A. PONS	Botanique
A. GIRARDIE	Zoologie
JC.MAIRE	Chimie
M. SIMON	Physiologie animale
J. MANDELBROJT	Physique
JP.DAVID	Physique
M. BIZOUARD	Physique

PROFESSEURS SANS CHAIRE

R. AMAR	Zoologie
L. DEVEZE	Biologie marine
F. BOREL	Techniques mathématiques de la physique
R. CHANDEBOIS (Mlle)	Biologie animale
H. GUENOCHE	Mathématiques appliquées
F. PECAUT (Mme)	Mathématiques (Avignon)
J. HENNEQUIN	Electronique
S. GUEIRARD (Mlle)	Pétrographie
C. FEUGEAS	Chimie

J. CABANE	Chimie
G. RASIGNI	Physique
S. COMBET	Chimie
R. GARRON	Physique expérimentale
M. CADILHAC	Physique
B. WAEGELL	Chimie
L. LAGARDE (Mlle)	Chimie minérale
G. MARCHIS-MOUREN	Chimie biologique
F. HALBWACHS	Physique (Avignon)
R. PETIT	Physique
M. HUGON	Psycho-physiologie

MAITRES DE CONFERENCES

H. PATIN	Chimie
M. PICHENOT (Mlle)	Biologie végétale
M. GILLET	Physique
JP. ROGGERO	Chimie (Avignon)
J. CRESP	Biologie animale
L. SARDA	Biochimie
M. BENARROCHE	Physique
H. TACHOIRE	Chimie
C. ROMAN	Physiologie animale
A. GILLET	Mathématiques
E. VINCENT	Chimie
L. VICENTE	Biologie animale
S. MARTINUZZI	Physique
J. MANUCEAU	Mathématiques
R. GUERMEUR	Physique
M. DELAAGE	Biochimie
F. CATZIGRAS (Mlle)	Géologie
M. SIRUGUE (Mme)	Physique
H. MERDY	Physique
L. PUJOL	Chimie
A. LAVAGNE	Biologie végétale
J. GIUDICELLI	Biologie animale
M. FOUGEREAU	Biochimie
G. NOAT	Physiologie végétale
R. BOUDET	Mathématiques
G. FARDOUX	Chargé d'enseignement - Mathématiques
B. MORIN	Chargé d'enseignement - Mathématiques
B. BALLET	Chargé d'enseignement - Mathématiques (Avignon
R. STREIFF	Chimie
JP. BELAÏCH	Microbiologie
P. NEVILLE	Biologie végétale
JP. SOUBLIN	Mathématiques
S. DELACHE	Mathématiques

C'est tout d'abord à Madame FURNESTIN, Professeur à la Faculté des Sciences de Marseille, que nous tenons à exprimer notre profonde gratitude, pour avoir accepté de diriger l'exécution et la rédaction de ce travail après en avoir encouragé l'entreprise.

Nos remerciements vont également à Monsieur le Professeur BOUGIS, Directeur de la Station Zoologique de Villefranche-sur-Mer, qui a marqué son intérêt pour le développement de notre activité, et accepté de faire partie de ce jury.

Monsieur le Professeur AMAR, de la Faculté des Sciences de Marseille, nous a fait l'honneur de juger notre travail, et nous lui en exprimons notre reconnaissance.

La réalisation de ces recherches n'a été rendue possible que grâce à la grande latitude de travail, assortie de nombreux conseils, que nous a accordée Monsieur LEGAND, Directeur de Recherches à l'ORSTOM; l'orientation même qui leur a été donnée correspond à celle des travaux de l'équipe d'Océanographie Biologique du Centre ORSTOM de Nouméa qu'il dirige, et dont nous faisons partie.

Nous tenons à souligner que seule l'appartenance à une équipe cohérente de chercheurs nous a permis de disposer, dans un milieu encore peu connu par rapport aux mers européennes, des données détaillées concernant l'environnement, qui autorisent un élargissement des conceptions et multiplient les chances de compréhension des phénomènes. C'est ainsi que les océanographes physiciens du Centre ORSTOM de Nouméa, travaillant sous la responsabilité de Monsieur ROTSCHI, Directeur de Recherches à l'ORSTOM, ont mis à notre disposition toutes les coordonnées physico-chimiques et dynamiques du milieu, tandis que de très fructueuses discussions avec mes collègues biologistes ont fréquemment suggéré de nouvelles approches; les travaux des uns et des autres, en particulier de R. GRANDPERRIN et A. MICHEL dans le domaine méthodologique, P. FOURMANOIR et J. RIVATON en ce qui concerne l'identification des poissons micronectoniques et J.A. GUEREDRAT pour les études de diversité spécifique, nous ont été extrêmement utiles.

Nous tenons également à remercier Monsieur TONNIER, Directeur du Centre ORSTOM de Nouméa, pour la bienveillance avec laquelle il a facilité nos recherches.

Monsieur DELAIS, Chef du Bureau Océanographie de l'ORSTOM, a bien voulu considérer favorablement notre entreprise, et nous lui en exprimons notre reconnaissance.

Enfin, les contingences matérielles très lourdes impliquées par ce travail ont été considérablement allégées par l'activité des assistants du laboratoire, en particulier de Madame VELAYOUDON qui a pris part aux longues opérations de tri et d'identification des espèces; une étude comme celle que nous présentons ici est largement tributaire de ces travaux préalables, et nous exprimons toute notre gratitude à leurs auteurs.

—

SOMMAIRE

INTRODUCTION 1

PREMIERE PARTIE

* chapitre I - LE MILIEU PHYSIQUE 10

* chapitre II - METHODES DE RECOLTE ET D'ETUDE 15

A/ Méthodes de récolte en mer 16

1. Les engins de prélèvement 16

2. Méthodologie du prélèvement 19

3. Analyse de l'échantillonnage IKMT 21

B/ Méthodes d'étude au laboratoire 30

1. Tri du plancton 30

2. Traitement des Euphausiacés 31

* chapitre III- ZOOGEOGRAPHIE, CARACTERISTIQUES DES DISTRIBUTIONS ET VARIATIONS SAISONNIERES 36

A/ Quelques remarques sur l'utilisation des tests statistiques... 38

1. Normalisation des distributions 39

2. Comparaison des moyennes et analyse de la variance 41

3. Comparaison de distributions non normales 46

4. Remarques sur la mesure de l'hétérogénéité des répartitions 47

B/ Les différentes espèces en présence 49

C/ Les grandes zones de peuplement 62

1. Richesse comparée des différentes zones 64

2. Composition spécifique de la faune dans les différentes régions 65

3. Estimation des populations réelles 66

4. Evolution faunistique Est-Ouest dans le Pacifique équatorial 73

5. Evolution faunistique Nord-Sud dans le Pacifique ouest.... 74

D/ Caractéristiques des distributions 76

1. Hétérogénéité des distributions et essaims..... 76

2. Les variations nycthémérales des récoltes 92

E/ Les variations saisonnières 98

* chapitre IV – LES DISTRIBUTIONS VERTICALES DANS LES COURANTS EQUATORIAUX DU PACIFIQUE 106

1. Position du problème 107

2. Méthodes et matériel 112

3. Résultats 123

3.1. Distributions verticales nocturnes des Euphausiacés dans le Pacifique équatorial central..... 123

3.2. Distributions verticales des espèces dans le Pacifique équatorial central 124

3.3. Composition spécifique des différentes couches de nuit 125

3.4. Comparaison avec les données du Pacifique équatorial Ouest 125

3.5. La surface 126

3.6. Durée des séjours nocturnes dans les couches subsuperficielles 127

3.7. Les distributions verticales différentielles des groupes de tailles 128

3.8. Influence de la phase lunaire sur les distributions verticales nocturnes de subsurface 129

3.9. Distribution verticale du petit plancton 130

4. Synthèse des données 132

* chapitre V – ECOLOGIE REGIONALE ET AFFINITES ECOLOGIQUES INTERSPECIFIQUES 134

1. Caractères de l'écologie pélagique 135

2. Ecologie régionale et diversité 137

2.1. Caractères des différentes régions et de leurs populations 137

2.2. Diversité 138

3. Ecologie spécifique 142

4. Affinités interspécifiques 145

4.1. Choix des critères 145

4.2. Groupes écologiques 149

DEUXIEME PARTIE

* chapitre VI - REPRODUCTION, CROISSANCE ET LONGEVITE 154

1. Introduction 155

2. Critique du matériel disponible 157

3. Exposé et critique des méthodes d'étude 160

3.1. Groupes de tailles 160

3.2. Stades ovariens 161

4. Quelques caractéristiques sexuelles des principales espèces 163

4.1. Fécondité 163

4.2. Seuil de maturité des femelles 166

4.3. Seuil de fécondation des femelles 166

4.4. Remarques sur le Sex Ratio 168

4.5. Distributions verticales différentielles des sexes et des stades ovariens 170

5. Recherches sur les cycles 172

5.1. Thysanopoda tricuspidata 173

5.2. Thysanopoda monacantha 178

5.3. Thysanopoda aequalis 183

5.4. Nematoscelis tenella 186

5.5. Euphausia diomedae 189

5.6. Nematobrachion boopis et Bentheuphausia amblyops 191

6. Conclusions 193

6.1. Estimation de la fiabilité des observations 193

6.2. Synthèse des observations 194

* chapitre VII - SITUATION TROPHIQUE 198

A/ Nutrition 200

1. Les données acquises 201

2. Techniques d'étude 202

3. Niveaux trophiques 204

4. Conditions de la nutrition 207

5. Synthèse sur les comportements nutritionnels..... 212

6. Structures trophiques des populations dans les différentes zones géographiques 213

B/ Prédation 217

(I) Les Euphausiacés comme source de nourriture 218

1. Importance quantitative globale 219

2. Importance qualitative 220

3. Facteurs de disponibilité 221

3.1. Rapports des tailles 221

3.2. Coïncidence des biotopes 223

3.3. Caractéristiques de distribution 226

(II) Leurs principaux prédateurs dans le Pacifique équatorial et Sud-tropical et le rôle qu'ils assument dans l'économie de ces régions 227

1. Revue de la littérature concernant les prédateurs des Euphausiacés 228

2. Les prédateurs du micronecton 231

2.1. Rappels sur le micronecton IKMT 231

2.2. Prédateurs du micronecton autres que les poissons 231

2.3. Les poissons du micronecton 232

2.3.1. Définition de l'ichtyofaune IKMT 232

2.3.2. La nutrition des poissons micronectoniques.... 234

3. Les Euphausiacés dans la chaîne alimentaire menant aux thonidés 261

3.1. Les captures de Longue Ligne 261

3.1.1. Définition des captures de Longue Ligne et caractères généraux de leur nutrition 261

3.1.2. Les Euphausiacés comme proies directes des thons de Longue Ligne 263

3.1.3. Les Euphausiacés dans la nourriture des poissons capturés par les thons 264

3.1.4. Bilan sur le rôle des Euphausiacés vis-à-vis des thons de Longue Ligne 272

3.2. Les Bonites de traine 274

4. Importance des Euphausiacés pour d'autres espèces commerciales 276

5. Conclusions sur la participation des Euphausiacés aux chaînes alimentaires du Pacifique équatorial et tropical.. 277

CONCLUSIONS GENERALES 279

BIBLIOGRAPHIE 298

ANNEXES (Volume séparé)

*
* *

INTRODUCTION

En 1964, le N.O. "CORIOLIS" était affecté au Centre O.R.S.T.O.M. de Nouméa (Nouvelle-Calédonie). Depuis cette date jusqu'au 1er octobre 1970, 29 grandes croisières, totalisant plus de 28 mois de travail à la mer, ont été réalisées, parcourant le Pacifique équatorial des Galapagos à la Nouvelle-Guinée, et le Pacifique tropical sud dans les eaux de la Mélanésie et de la Polynésie, auxquelles sont venues s'ajouter de nombreuses sorties de plus courte durée. Les milliers de stations effectuées, tant en ce qui concerne la biologie (phytoplancton et productivité, zooplancton, micronecton et pêche au thon) que la physique (physico-chimie et dynamique) ont été analysées par l'équipe d'océanographie du Centre O.R.S.T.O.M. de Nouméa, actuellement composée de 23 chercheurs.

Le présent travail constitue la synthèse des résultats obtenus au cours des recherches poursuivies sur le groupe des Euphausiacés, sur la base du dépouillement de plus de 600 prélèvements sélectionnés parmi cet abondant matériel.

—

Il convient tout d'abord d'avoir présent à l'esprit l'extrême pauvreté des informations à notre disposition en ce qui concerne la biologie des organismes planctoniques de ces régions. Si la Mer du Nord, l'Atlantique Nord, la Méditerranée, ont été l'objet depuis plusieurs décennies d'investigations suivies, en nombre considérable, en dépit desquelles tout océanographe mesure constamment l'insuffisance des données disponibles, rien de tel n'a été réalisé dans le Pacifique équatorial et tropical qui apparaît, dès que l'on quitte les généralités, comme un monde littéralement inconnu. La plupart des recherches accomplies par la Scripps Institution et le Bureau of Commercial Fisheries de la Jolla (Californie) ne couvrent le Pacifique qu'à l'est de 110-130°W et les remarquables études de LASKER concernent des espèces du Courant de Californie. Les expéditions effectuées par le Bureau of Commercial Fisheries d'Honolulu (Hawaii), ex POFI, bien qu'étant nombreuses à atteindre le Pacifique sud, ont pour objet essentiel les populations de Thonidés, et n'envisagent le plancton que globalement en tant que niveau trophique disponible pour les grands prédateurs. Les travaux australiens portent sur l'Océan Indien, des populations tempérées de l'hémisphère sud ou des espèces néritiques. NEMOTO et PONOMAREVA étudient les espèces du Pacifique nord-est, de la Mer du Japon et de la Mer d'Okhotsk.

Les recherches de RUSTAD (1930), RUUD (1932), JOHN (1936), FRASER (1936), BARGMANN (1945), BAKER (1959), se rapportent à la distribution et à la biologie des espèces antarctiques dont l'importance est primordiale pour l'alimentation des baleines.

Il est révélateur de constater que l'ouvrage de BRINTON (1962 b), le plus exhaustif qui ait trait à la distribution des Euphausiacés du Pacifique, ne tienne compte que d'une quinzaine de stations sur l'équateur. Encore n'ont-elles été effectuées que par des expéditions sporadiques (ALBATROSS 1904-1905, CAPRICORNE 1952-53, DOWNWIND 1957-58, EQUAPAC 1956, MONSOON 1960-61, SHELLBACK 1952, TETHYS 1960) utilisant des techniques disparates dont les récoltes ne peuvent guère être utilisées que dans un but faunistique (zoogéographique), écologique ou taxonomique; de plus, la grande majorité de ces investigations a été menée en utilisant des filets à plancton classiques, plus ou moins inaptes à la récolte des planctontes agiles, et en particulier à celle des Euphausiacés dont ils ne collectent que les plus petites formes. L'excellent document systématique de FODEN, JOHNSON et BRINTON (1955) est sensiblement fondé sur le même matériel.

Alors que leurs distributions sont maintenant connues dans leurs grandes lignes, on chercherait en vain dans tout le Pacifique équatorial à l'ouest de 130°W, des travaux suivis sur la biologie d'animaux planctoniques. Un simple coup d'oeil sur une carte permet de comprendre cette lacune : des Galapagos à la Nouvelle-Guinée, le Pacifique équatorial est près de quatre fois plus étendu que ne l'est la Méditerranée d'Israël à Gibraltar, et toute sa partie centrale est distante de plusieurs milliers de miles des grands continents. En dépit des richesses biologiques qu'elle renferme en proportion de son immensité (KNOX 1970 estime que "le Pacifique sud renferme les plus importantes ressources marines inexploitées des océans"), utilisées jusqu'ici par les seuls Japonais (pêche du thon à la Longue Ligne) et prochainement sans doute par les Soviétiques, cette région océanique était demeurée jusqu'à maintenant, en raison de son isolement, la plupart du temps à l'écart des programmes de recherche à long terme en ce qui concerne le monde planctonique.

Le présent travail analyse une grande partie des récoltes effectuées de 1964 à 1970 par le N.O. CORIOLIS du Centre O.R.S.T.O.M. de Nouméa dans le Pacifique équatorial et tropical sud et représente au total l'examen de plus

de 600 prélèvements. Au terme de ce qui a été exposé précédemment, on peut admettre que ce matériel constitue un apport considérable au regard des prospections antérieures, et que l'étude qu'il supporte est, ne fût-ce qu'à ce titre, inédite.

—

L'importance des Euphausiacés dans des domaines très divers est unanimement reconnue par les auteurs, et plusieurs ouvrages de synthèse leur ont été consacrés (BRINTON 1962 b; MAUCHLINE et FISHER 1969; PONOMAREVA 1963; ZIMMER et GRUNER 1956) : la distribution du groupe couvre la totalité des mers et océans et leur abondance les place, en moyenne, en seconde position après les Copépodes parmi les organismes planctoniques, tant en nombre qu'en biomasse; encore faut-il préciser qu'en profondeur, ainsi que dans les régions tropicales et équatoriales, ils tendent à prendre la première place. Dans nos propres récoltes, réalisées avec un Midwater Trawl Isaacs Kidd de 10 pieds (IKMT 10), destiné à la capture du micronecton et du macroplancton, les Euphausiacés représentent à eux seuls près de 10% de la biomasse totale, organismes gélatineux exceptés. Leur proportion atteint 20% si l'on exclut les poissons, qui appartiennent dans une large mesure à un niveau trophique différent. Ces estimations rejoignent celles des auteurs qui utilisent des techniques proches des nôtres (BLACKBURN 1968). La position des Euphausiacés dans la chaîne alimentaire (cf. NEMOTO 1965), encore très mal connue, les destine à servir de nourriture à de très nombreux prédateurs qui se répartissent sur un éventail zoologique extrêmement vaste : Chaetognathes (KOTORI 1969), Carides et Sergestides (PEARCY 1970; RENFRO et PEARCY 1966), Cténophores (MARSHALL et ORR 1955), Méduses, Céphalopodes (AKIMUSHKIN 1963; BURUKOVSKIY et YAGOROV 1967; EINARSSON 1945; SQUIRES 1957; MURATA et ARAYA 1970...), Poissons micronectoniques (LEGENDRE 1940), Hareng (FROST 1932; LEBOUR 1924; HARDY 1924; OGILVIE 1934; RUDAKOVA 1959...), Sardine (LEWIS 1929; HAND et BERNER 1959), Sprat, Pilchard, Morue, Maquereau (HICKLING 1925; KOHLER et FITZGERALD 1969; KOMAKI 1967 b; McGREGOR 1966; SIDORENKO 1963), Saumon (ALLEN et ARON 1957; MANZER 1969; UENO 1968), Cololabis saira (qui est l'appât le plus employé pour la pêche japonaise à la Longue Ligne, cf. YASUDA et HIYAMA 1957), Bonites (SHEARD 1953; ALVERSON 1963; WILLIAMSON 1970), Germon (McHUGH 1952; ALONCLE et DELAPORTE 1970) et de très nombreux autres poissons (cf. ALTON et NELSON 1970; COLLARD 1970; DAVIES 1949; HOLT et TATTERSALL 1905; BLACKBURN 1957; LACROIX 1961; MEHL 1969;

MICHEYEV 1967; NEGPEN 1957; PONOMAREVA 1954a, 1963 et 1966 #; REUBEN 1968; TABERLY 1949; ZELICKMAN 1961...). Dans l'Antarctique, tous les auteurs indiquent que les baleines se nourrissent presque exclusivement du "Krill" Euphausia superba, tandis que les Euphausiacés sont aussi directement consommés par les oiseaux (FORSYTH et JONES 1966; HARTLEY, FISHER et SCOTT 1936; KOMAKI 1967 b; NEMOTO 1966; SHEARD 1953; ZELICKMAN 1961), les Phoques et Pingouins (HARDY et GUNTHER 1939; NEMOTO 1966; PONOMAREVA 1963; RUUD 1932) et même par l'homme ainsi qu'en témoignent la très ancienne pêcherie d'"Esada" (Euphausia pacifica) au Japon (KOMAKI 1957 et 1967 b), la récente commercialisation en URSS de produits alimentaires à base de Krill (Australian Fisheries 28/9), et l'intérêt que soulève depuis quelques années l'idée d'une utilisation industrielle directe des stocks considérables de E. superba dans l'Antarctique (BURUKOVSKIY 1967; HARDY 1965; NEMOTO 1966 #; SASAKI, INOUE et MATSUIKE 1968), susceptible de fournir une farine de première qualité pour l'élevage à des conditions économiquement compétitives (Il'ICHEV 1967; OSOCHENKO 1967) ou même un appoint riche en protéines dans la nourriture humaine (Australian Fisheries 29/8).

La plupart des auteurs leur reconnaissent une participation dans les couches diffusantes profondes (DSL) (BODEN 1962; BODEN et KAMPA 1965; BODEN, KAMPA, ABBOT 1959 et 1961; BRINTON 1962 b; KINZER 1966 et 1969; MOORE 1950; SAKAMOTO et coll. 1967; SASAKI, INOUE et MATSUIKE 1968; SUZUKI et ITO 1967; VORONINA 1964 a), tandis que leur abondance et l'amplitude de leurs migrations verticales les conduit à jouer un rôle de premier plan dans le transfert accéléré, depuis la surface jusqu'aux couches profondes, de la matière organique (LASKER 1964; VINOGRADOV 1959 et 1962 #), des vitamines (FISHER, KON et THOMPSON 1953 et 1955; HIRANO et coll. 1964) et des éléments minéraux (FOWLER et SMALL 1967).

—

La confrontation entre l'importance du groupe, en particulier dans les zones tropicales et équatoriales, et la rareté des travaux sur leur biologie dans ces mêmes régions justifie l'entreprise de nouvelles recherches dans ce domaine.

Il convient tout d'abord d'en préciser le principe, les buts et les limites. La quasi-totalité de nos données est issue du matériel récolté par

le Midwater Trawl Isaacs-Kidd de 10 pieds. Les mailles larges (4 et 1mm) de cet engin ont déterminé la nature des échantillons : seuls les adultes (et les juvéniles pour les plus grosses espèces) ont pu être étudiés, les larves n'étant pratiquement pas retenues. Les plus petites espèces, même en ce qui concerne les adultes, ont été trop mal échantillonnées pour servir de base à une étude sérieuse, et ont été laissées de côté.

L'emploi du IKMT s'est révélé par contre avantageux à plusieurs titres: sa large ouverture ($8,5m^2$) permet la filtration de très grands volumes d'eau (30 000 à 85 000 m^3 par station), condition nécessaire à la collecte d'échantillons suffisants dans les eaux tropicales très pauvres et facteur de réduction notable de la variabilité des traits (WIEBE et HOLLAND 1968), tandis que sa vitesse élevée rend possible la capture des espèces de grande taille, très généralement peu ou pas représentées dans les récoltes effectuées à l'aide de filets classiques qu'elles évitent (HANSEN 1960; FLEMINGER et CLUTTER 1965). BURUKOVSKIY et YAGOROV 1967, STASENKO 1967, ZELICKMAN 1961, ont noté l'inefficacité des tentatives de fuite de E. superba, en essaims de surface, devant les grands chaluts traînés à 2 ou 3 noeuds.

La nature même du matériel a imposé les deux caractéristiques essentielles de ce travail :

- l'attention est portée en priorité sur les espèces de grande taille. C'est un point important, puisque cela revient à considérer un niveau trophique particulier. Les larves n'ont pas été retenues.

- constamment, le nombre des observations a été préféré à leur précision. Il y avait au départ deux options fondamentales : ou bien effectuer des mesures précises, au prix d'une perte de temps considérable et par conséquent se limiter à un nombre restreint d'observations; ou bien, passer outre aux difficultés d'identification de certains cas douteux en acceptant par là même une marge d'incertitude pour quelques espèces, renoncer à la mesure individuelle des tailles au prix d'une précision moindre, mais acquérir ainsi un nombre élevé de données.

C'est seulement en retenant la seconde proposition que les interprétations ont pu se baser sur l'analyse de plus de 400 000 spécimens déterminés au niveau de l'espèce et classés par groupes de tailles, tandis que le sexe,

le stade ovarien et le contenu stomacal de plus de 100 000 individus étaient examinés (1).

—

La Première Partie de cette étude comprendra l'exposé des questions touchant le milieu, les méthodes, la zoogéographie, les distributions verticales et l'écologie des espèces :

- Les principales caractéristiques du milieu seront succintement analysées au cours du chapitre I : LE MILIEU PHYSIQUE. Toutes les croisières du Coriolis ont comporté des mesures physico-chimiques poussées (température, salinité, oxygène, pH, sels nutritifs, courantométrie), dont l'interprétation a été menée à bien par l'équipe des océanographes physiciens du Centre O.R.S.T.O.M. de Nouméa.

La région équatoriale de l'Océan Pacifique représente une entité dynamique puissamment individualisée (cf. BRINTON 1962 b; DIMOV 1962) confèrant aux populations qui y vivent une grande autonomie écologique. Le système complexe des courants équatoriaux intervient constamment, de par sa structure même, dans la biologie des espèces (GRANDPERRIN et LEGAND 1967; ROGER 1967 b et 1967 c; GRANDPERRIN et RIVATON 1966).

- Les METHODES de récolte en mer et d'étude au laboratoire seront ensuite exposées et critiquées (ch. II). Les Euphausiacés constituent un groupe situé à la limite des catégories "macroplancton" et "micronecton" : si les jeunes s'échappent ("escapement") au travers des mailles des grands engins, les adultes évitent ("avoidance") les filets à plancton en raison de leurs aptitudes natatoires qui paraissent élevées (DAVID 1961; LASKER 1966). Si l'on ajoute à celà les migrations nycthémérales considérables et la distribution hétérogène (essaims) des individus, on conçoit que les problèmes d'échantillonnage prennent une acuité particulière. Les difficultés d'appréciation quantitative de ce groupe sont telles que certains auteurs ont proposé des méthodes indirectes d'estimation, basées sur le comptage de sous-produits inertes de la population : oeufs (ZELICKMAN 1958) ou mues

(1) Les récoltes les plus abondantes ayant été sous-échantillonnées, le nombre d'individus effectivement disséqués est de l'ordre de 50 000.

(LASKER, communication personnelle). Le matériel disponible sera brièvement présenté.

Au laboratoire, le double impératif d'analyser un grand nombre de données afin de disposer de bases fiables, tout en ne s'égarant pas pendant de trop nombreuses années dans l'examen d'un matériel pléthorique, a conduit à la mise au point de techniques nouvelles, en particulier dans le classement des individus par groupes de tailles (ROGER et WAUTHY 1968).

- La ZOOGEOGRAPHIE (ch. III) faisant intervenir des données quantitatives, quelques indications sur les méthodes statistiques utilisées seront d'abord exposées, ainsi que quelques remarques préliminaires sur la forme des distributions, traitées en fin de chapitre.

Bien que la répartition des différentes espèces d'Euphausiacés dans le Pacifique soit beaucoup mieux connue que leur biologie, ces connaissances ne sont néanmoins fondées que sur un réseau extrêmement lâche de prélèvements, de sorte que leur fiabilité ne devient acceptable qu'à une échelle géographique considérable. Si le courant de Californie, la Mer du Japon, et, dans une moindre mesure, le Pacifique Nord, ont été explorés de manière assez dense, les immenses étendues océaniques du Pacifique équatorial et plus encore tropical sud n'avaient guère été, jusqu'ici, prospectées par plus de quelques dizaines de stations. Il était donc nécessaire de préciser la distribution des espèces dans ces régions sur la base des 600 échantillons disponibles.

Les caractéristiques de distribution des espèces (essaims et hétérogénéité des répartitions) seront définies.

Une première estimation des variations saisonnières, particulièrement délicate en milieu tropical, sera établie.

- Les DISTRIBUTIONS VERTICALES (ch. IV) sont en général très mal connues du fait des difficultés méthodologiques qu'elles impliquent. Dans le cas particulier qui nous occupe, outre qu'elles souffrent de la même ignorance que les autres phénomènes biologiques et écologiques qui se déroulent dans ces régions, elles revêtent une importance toute particulière, d'une part en raison des très amples migrations nycthémérales qu'effectuent les Euphausia-

cés, d'autre part à cause de la structure du milieu physique : on se trouve en effet dans une zone extrêmement stratifiée où se superposent des courants de sens contraires, dont les déplacements agissent directement sur la distribution et la biologie de leurs habitants en fonction de leur niveau d'immersion.

- L'ECOLOGIE (ch. V) des principales espèces sera précisée, dans la mesure où leur nature même le permet : les Euphausiacés se placent en effet relativement haut, tant en taille qu'au point de vue niveau trophique, dans la chaîne des planctontes. A ce titre, ils demeurent beaucoup moins que d'autres inféodés à un milieu strict (KING et HIDA 1957 a; LONGHURST 1967a), en particulier les espèces mésopélagiques (NEMOTO 1969), et l'influence de l'environnement sur leur répartition ne se révèle qu'à une échelle océanique très vaste (BRINTON 1960 et 1962). La mise en évidence de corrélations plus précises supposerait un énorme travail taxonomique d'isolement de sous-espèces (BRODSKIY 1965) qui sort du cadre de cette étude. Des groupes écologiques seront établis en rassemblant les espèces selon leur "prospérité" dans les différents milieux.

La Deuxième Partie de ce travail sera consacrée à la Biologie des Euphausiacés.

- Le chapitre VI traitera de la REPRODUCTION des principales espèces par l'analyse des variations géographiques et saisonnières du Sex Ratio, des stades ovariens et de la structure des populations en classes d'âges. Le handicap à surmonter dans l'étude des cycles biologiques en milieu équatorial est évident : l'absence ou la très faible ampleur des alternances climatiques conduit à des fluctuations biologiques très atténuées ou nulles (BRINTON 1960; DUNBAR 1959; HEINRICH 1961 et 1963; KING et HIDA 1957 a; MAUCHLINE 1968 b; PONOMAREVA 1969); de plus, la plupart des espèces libèrent directement leurs oeufs sans période d'incubation, et les larves sont absentes de nos collections. Nous essaierons de montrer cependant que, contrairement à ce qui est généralement admis, il existe des rythmes temporels suffisamment marqués pour permettre le repérage des périodes de ponte les plus intenses et l'évolution des structures d'âges des populations (cf. BOGOROV 1960). Les caractéristiques sexuelles des principales espèces (fécondité, seuil de maturité etc...) seront également établies.

- Enfin, au cours du chapitre VII, nous définirons la SITUATION TROPHIQUE des Euphausiacés, en déterminant leur position dans les chaînes alimentaires pélagiques du Pacifique équatorial et tropical. En premier lieu, nous considèrerons la nutrition des espèces, en particulier pour préciser le niveau trophique de chacune d'elles en fonction des parts respectives du phytoplancton et du zooplancton dans ses aliments. En second lieu, nous parlerons de leurs prédateurs, ce qui nous amènera à estimer leur rôle, à la fois qualitativement et quantitativement, vis-à-vis du micronecton d'une part, et du necton d'autre part; ce dernier point aboutira à évaluer leur participation aux chaînes alimentaires qui conduisent aux Thonidés.

Les CONCLUSIONS feront le bilan des données acquises et des questions qui demeurent, et proposeront un plan pour la poursuite de ces recherches.

—

PREMIERE PARTIE

I. LE MILIEU PHYSIQUE

Depuis maintenant sept ans l'équipe des océanographes physiciens du Centre O.R.S.T.O.M. de Nouméa effectue des croisières de recherche dans l'Océan Pacifique équatorial et sud tropical. Nous nous contenterons d'évoquer dans ce paragraphe les grandes caractéristiques du milieu, une documentation beaucoup plus poussée étant disponible, d'une part dans les Rapports de Croisières du "CORIOLIS" (données brutes) cités dans la bibliographie in fine, d'autre part dans les publications suivantes parues à ce jour :

HISARD et JARRIGE 1966 et 1967; HISARD, MAGNIER et WAUTHY 1969; HISARD, MERLE et VOITURIEZ 1970; HISARD et PITON 1969; JARRIGE 1968; LEMASSON et PITON 1969; MERLE, ROTSCHI et VOITURIEZ 1969; NOEL et MERLE 1969; NOEL et ROTSCHI 1966; OUDOT, HISARD et VOITURIEZ 1969; PICKARD et ROTSCHI, 1968; PICKARD, ROTSCHI et RUAL 1969; ROTSCHI 1966, 1967, 1968, 1970; ROTSCHI et JARRIGE 1968; ROTSCHI et LEMASSON 1968; ROTSCHI et WAUTHY 1969; RUAL 1969.

1. - Le Pacifique équatorial (croisières "Alizé", "Cyclone" I à VI, "Caride" I à IV, parties nord des croisières "Bora" I à IV). La région équatoriale de l'Océan Pacifique se présente comme une entité dont les grandes caractéristiques se résument de la manière suivante :

A) Un upwelling lié aux vents (Alizés) détermine, en provoquant la remontée des sels nutritifs dans les couches superficielles, une ceinture qui s'étend de quelques degrés au nord et au sud de l'équateur, dont la richesse du point de vue biologique tranche de façon très abrupte sur les régions tropicales oligotrophes (fig. 1) (cf. AUSTIN 1959; BOGOROV 1959 a; BOGOROV, BEKLEMISHEV et VINOGRADOV 1961; BOGOROV et VINOGRADOV 1960; BRANDHORST 1958; BURKOV 1966; EBELING 1967; HEINRICH 1968 a et b; KING 1954 et 1958; KING et DEMOND 1953; KING et HIDA 1957 b; KING et IVERSEN 1962; REID 1962; UDA 1959).

Cet upwelling, sensiblement permanent dans le Pacifique est et central, s'atténue au cours de l'été austral dans le Pacifique ouest (HEINRICH 1960).

B) L'intégrité de la région est maintenue par un système de courants orientés selon un axe Est-Ouest (cf. STROUP et HUNT 1963; WYRTKI 1966) dont les systèmes advectifs et convectifs parasites (cf. KING 1958) demeurent assez peu développés. On rencontre successivement (fig. 2) :

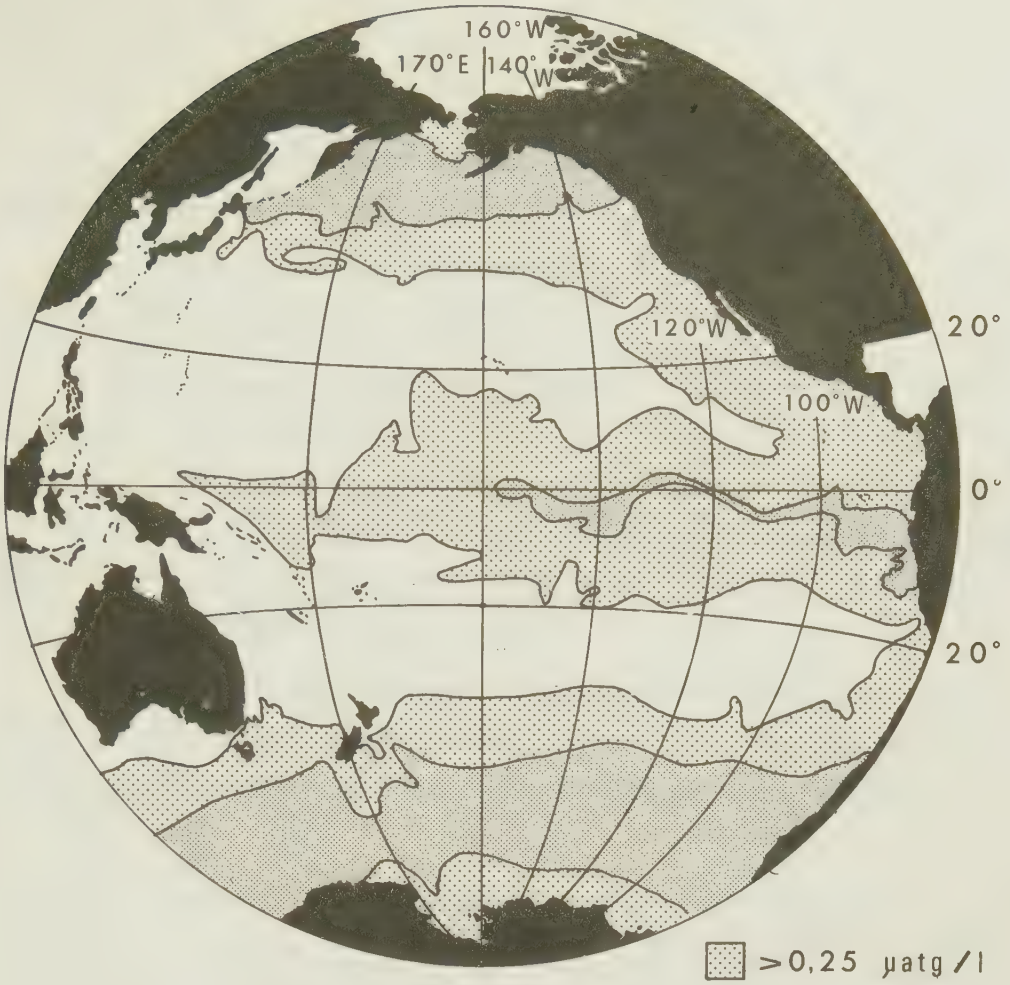


Fig. 1 _ PO_4-P en surface.

(d'après REID.1962)

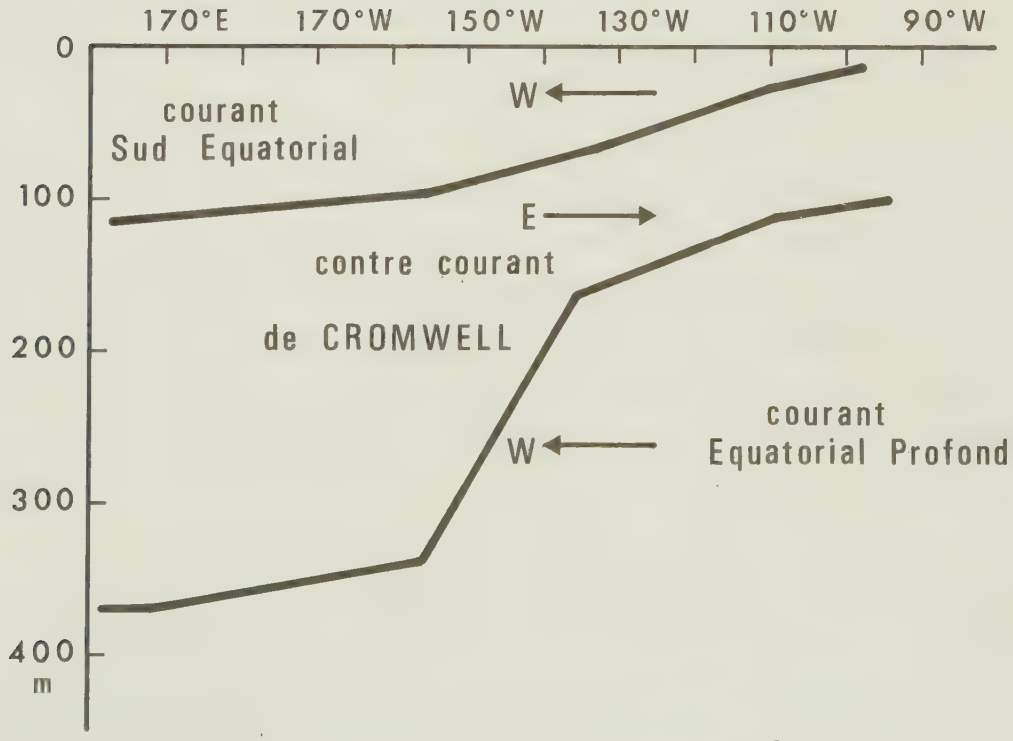


Fig. 2 _ Les courants Equatoriaux du Pacifique.

- en surface, le Courant Sud Equatorial (ou "Courant Equatorial"), coulant vers l'Ouest à une vitesse de l'ordre de 2 noeuds

- en dessous, le Contre Courant de Cromwell portant à l'Est, et pouvant atteindre en son centre une vitesse de 3 noeuds

- en profondeur, le Courant Equatorial Profond qui s'écoule vers l'Ouest à 1 noeud environ.

C) Une submergence de toutes les propriétés physico-chimiques de l'Est vers l'Ouest, particulièrement marquée de 110°W à 150°W (fig. 3) (cf. aussi FORRESTER 1964):

- les limites des courants s'établissent sensiblement telles qu'indiquées dans le tableau ci-dessous (cf. fig. 2), ces valeurs n'étant que des moyennes susceptibles de fluctuations plus ou moins amples.

	170°E	155°W	135°W	110°W
Courant Sud Equatorial	0 à 120 m	0 à 100 m	0 à 80 m	0 à 30 m
Contre Courant de Cromwell	120 à 380 m	100 à 350 m	80 à 180 m	30 à 120 m
Courant Equatorial profond (limite supérieure)	380 m	350 m	180 m	120 m

- les isothermes (fig. 4 et 5) montrent le même enfoncement vers l'Ouest, la couche homogène (de la surface au sommet de la thermocline) ayant une épaisseur de 30m à 110°W, 100m à 135°W, 130m à 155°W et à 170°E. Cette évolution Est-Ouest de la température, de même que celle de la salinité (fig. 6) et du pH (fig. 7) n'est sensible que dans les 300 premiers mètres; la distribution des teneurs en oxygène, par contre, (fig. 8) marque une différence sensible entre l'Est et l'Ouest sur toute l'épaisseur de la couche 0-1 000 mètres.

D) Une décroissance de la richesse du milieu, de l'Est (divergence et upwelling bien établis, thermocline proche de la surface, forte concentration des sels nutritifs dans les eaux superficielles, macrophytoplancton et zooplancton abondants), vers l'Ouest (affaiblissement ou disparition de la

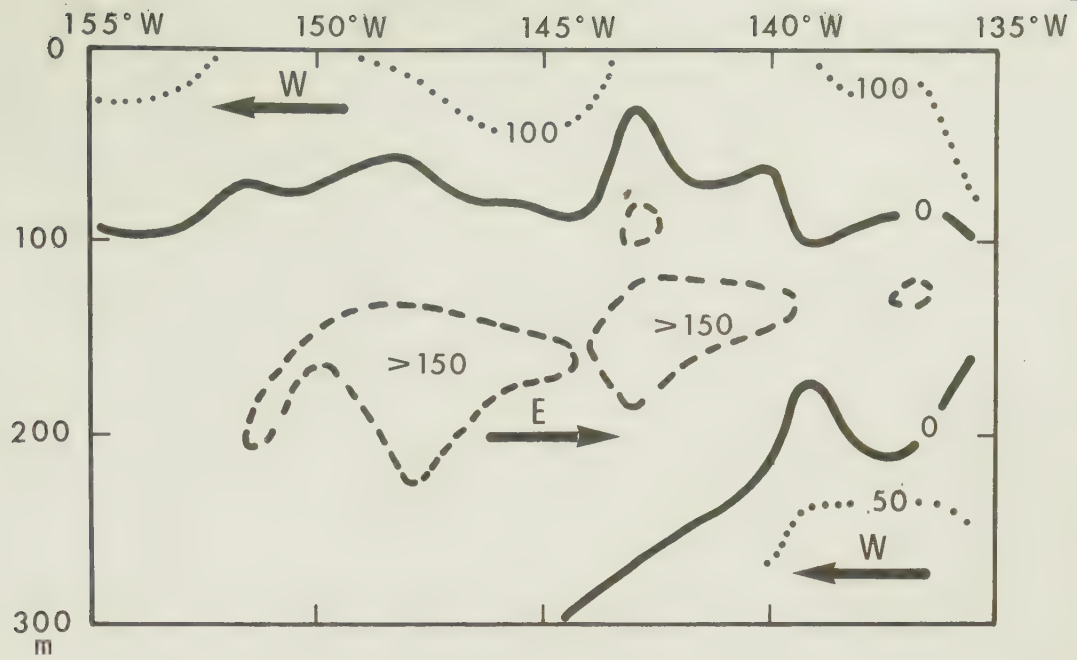


Fig. 3 _ Composantes E_W des courants en cm/sec
Croisière Caride 3 _ d'après HISARD (c.p.)
Pacifique Equatorial

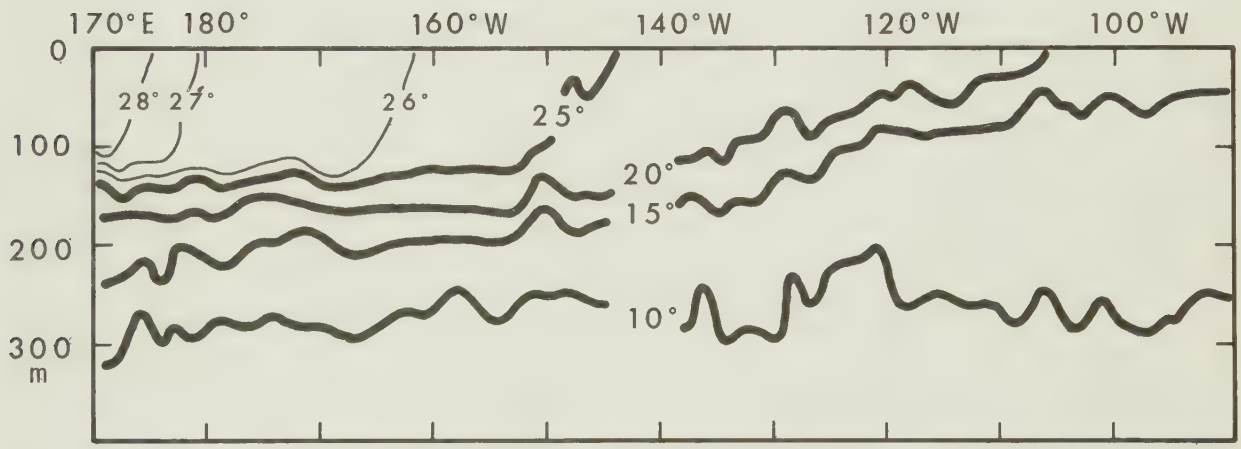


Fig. 4 _ Température _ Croisière Alizé.
Pacifique Equatorial

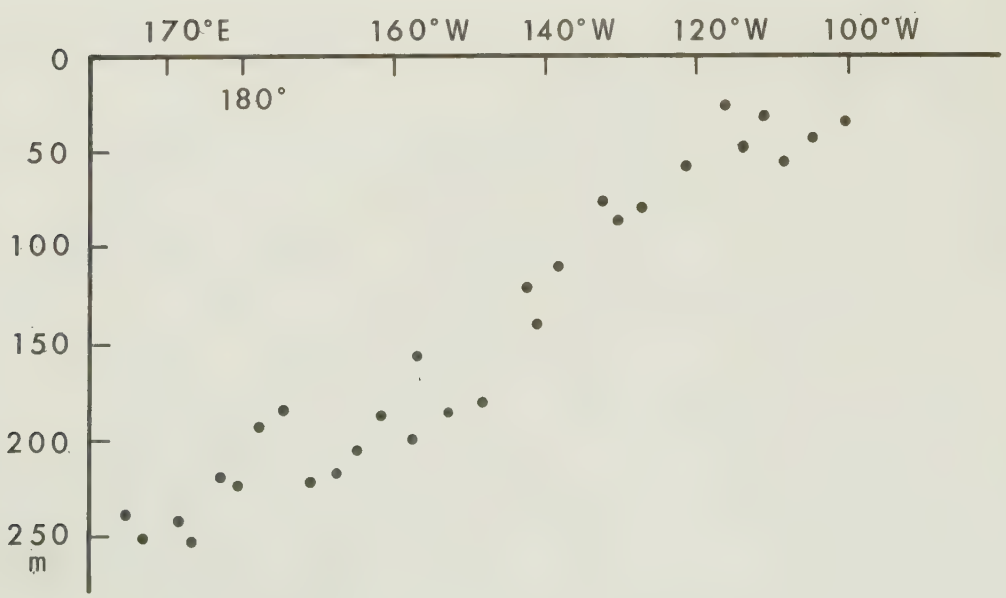


Fig. 5 _ Profondeur de l'isotherme 15°C.
Croisière Alizé.
Pacifique Equatorial

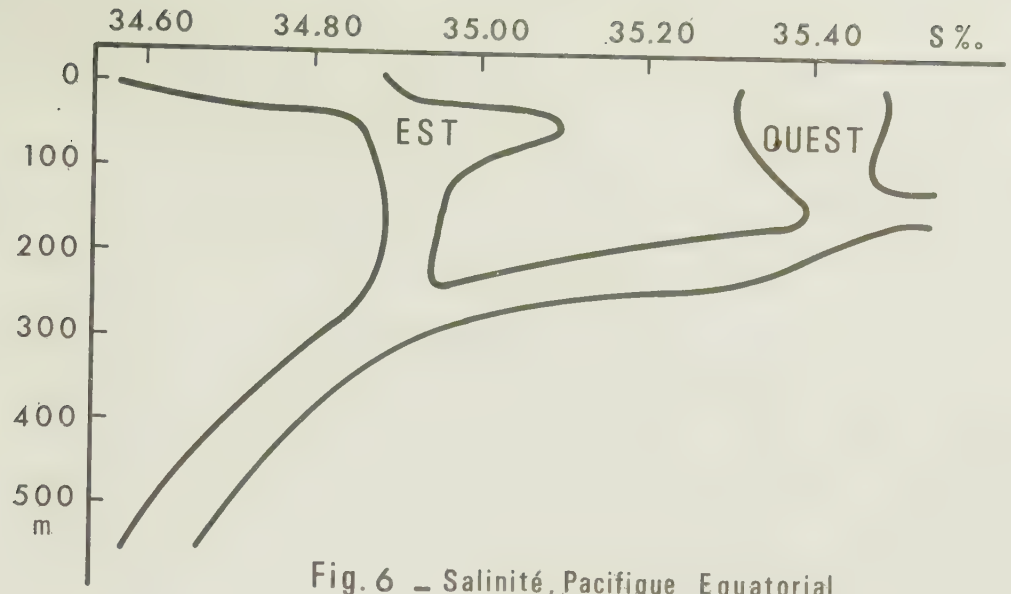


Fig. 6 – Salinité, Pacifique Equatorial.
(Croisière Alizé)

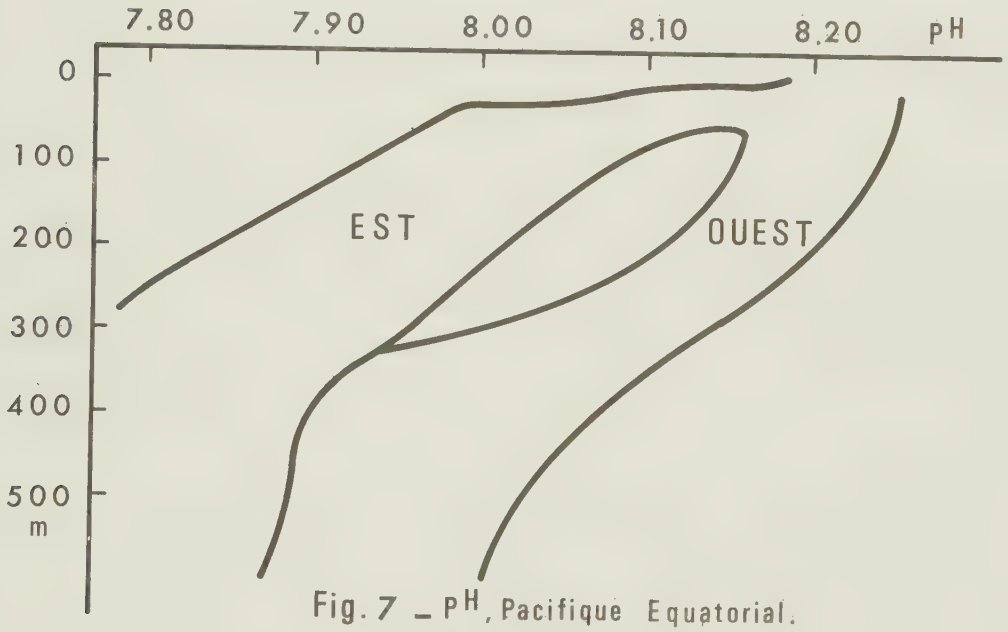


Fig. 7 – pH, Pacifique Equatorial.
(Croisière Alizé)

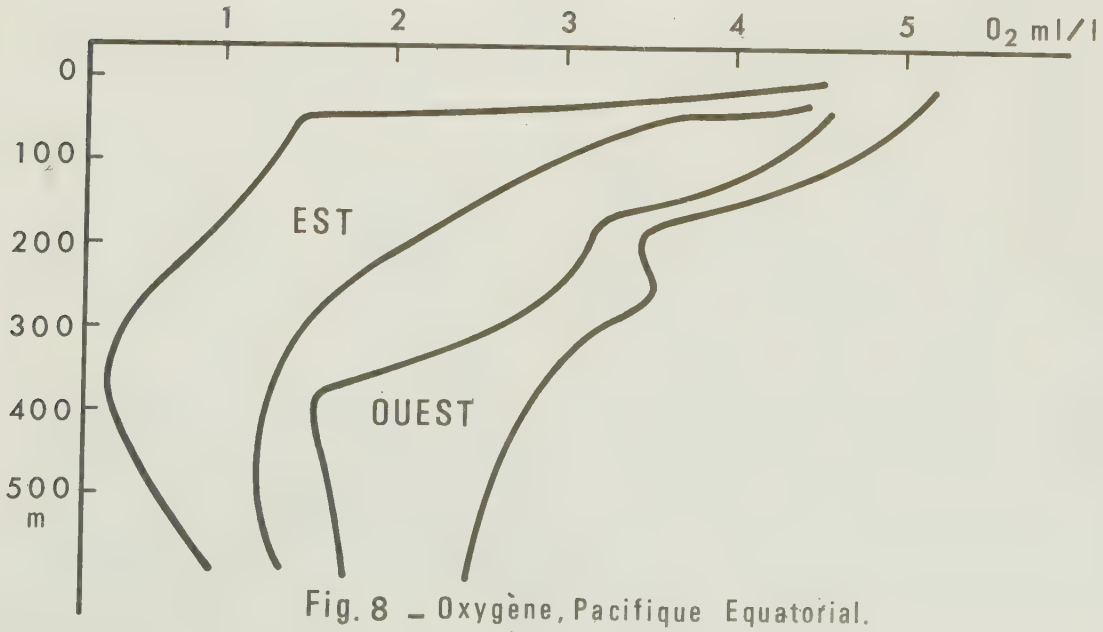


Fig. 8 – Oxygène, Pacifique Equatorial.
(Croisière Alizé)

divergence, enfoncement de la thermocline, diminution des teneurs en sels nutritifs et des biomasses phyto- et zooplanctonique).

2. - Le Pacifique tropical sud-ouest (partie sud des croisières "Bora" I à IV) (170°E). Les coupes Nord-Sud établies au cours des croisières "Bora" mettent en évidence le contraste entre la région tropicale et la région équatoriale. La fig. 9 schématise la distribution de la température sur 170°E entre 20°S et 5°N, rencontrée au cours de la croisière "Bora" IV. On y constate l'existence d'un milieu tropical où les gradients verticaux sont faibles et d'une zone équatoriale fortement stratifiée où se fait sentir un upwelling qui s'atténue seulement pendant l'été austral (croisières "Bora" I et "Cyclone" III). La température de surface augmente de plus de 5°C quand on passe de 20°S à 0°, la différence se faisant encore sentir à plus de 500m de profondeur.

Le contraste entre les deux régions se révèle aussi marqué pour les autres paramètres physico-chimiques : teneurs en sels nutritifs (fig. 10) dont les valeurs élevées ne s'observent à proximité de la zone euphotique qu'au nord de 10°S, composantes Est-Ouest des courants largement supérieures dans la zone équatoriale.

3. - Le Pacifique tropical central (croisières "Atoll" et "Brisants") : 15-25°S/130-145°W. La région couverte au cours de ces croisières est une zone de convergence qui se définit comme un milieu tropical oligotrophe typique (cf. KING et IVERSEN 1962; ROGER 1968 c; WAUTHY, DESROSIERES et LE BOURHIS 1967). Au niveau de la convergence, qui traverse la région selon une diagonale NW-SE, les eaux chaudes, salées et pauvres en oxygène (eau subtropicale sud dans sa région de formation) d'origine équatoriale, plongent sous les eaux moins chaudes et moins salées, à fortes teneurs en oxygène, originaires des latitudes tempérées de l'hémisphère Sud. Les deux masses d'eau sont séparées par un front presque vertical sensiblement défini par l'isohaline de surface 36°/$_{oo}$. La convergence s'interrompt en son milieu provoquant une extension vers le sud de l'eau septentrionale (fig. 11).

Les figures 12 (température), 13 (salinité), 14 (oxygène), chiffrent les gradients très élevés qui sont rencontrés selon un axe Nord-Sud pour toutes les propriétés physico-chimiques. Les coupes de ces mêmes propriétés mettent en évidence l'existence d'une forte évolution Nord-Sud (fig. 15 et 16) et la plongée des eaux septentrionales sous les eaux méridionales (fig. 17).

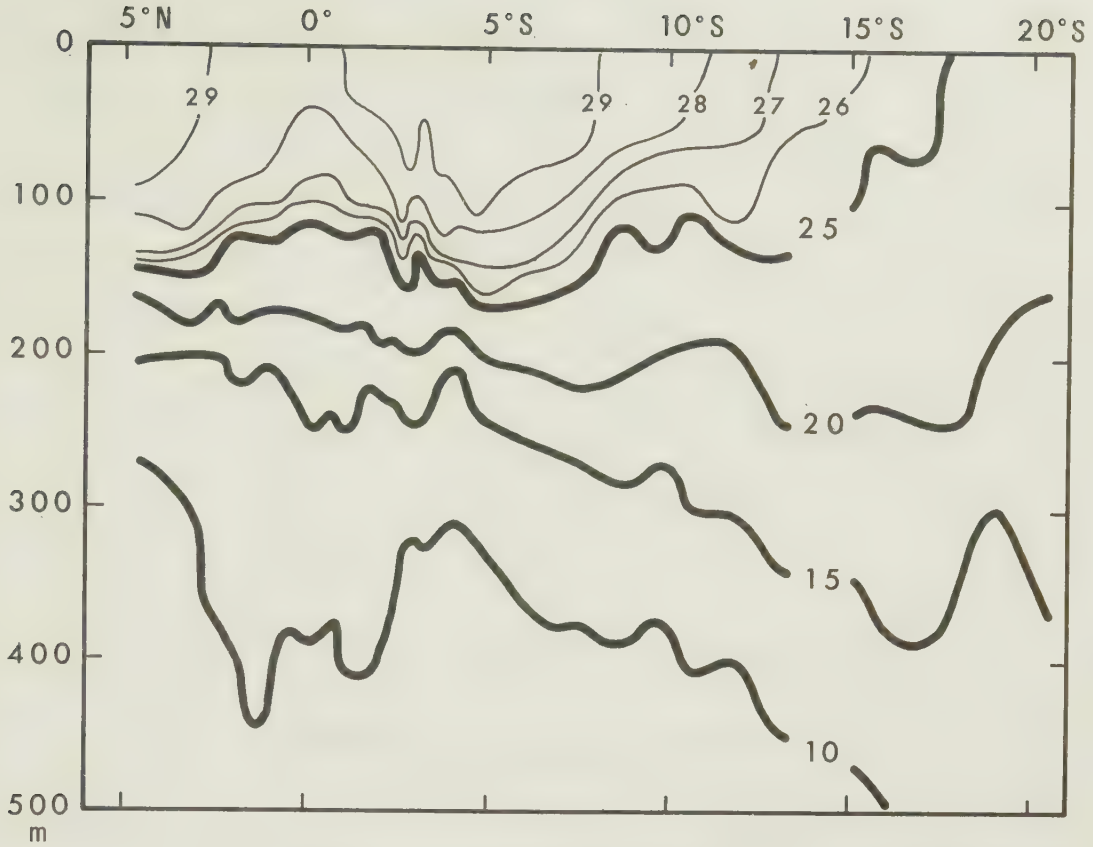


Fig. 9 _ Température. (Croisière Bora 4) (170° E)

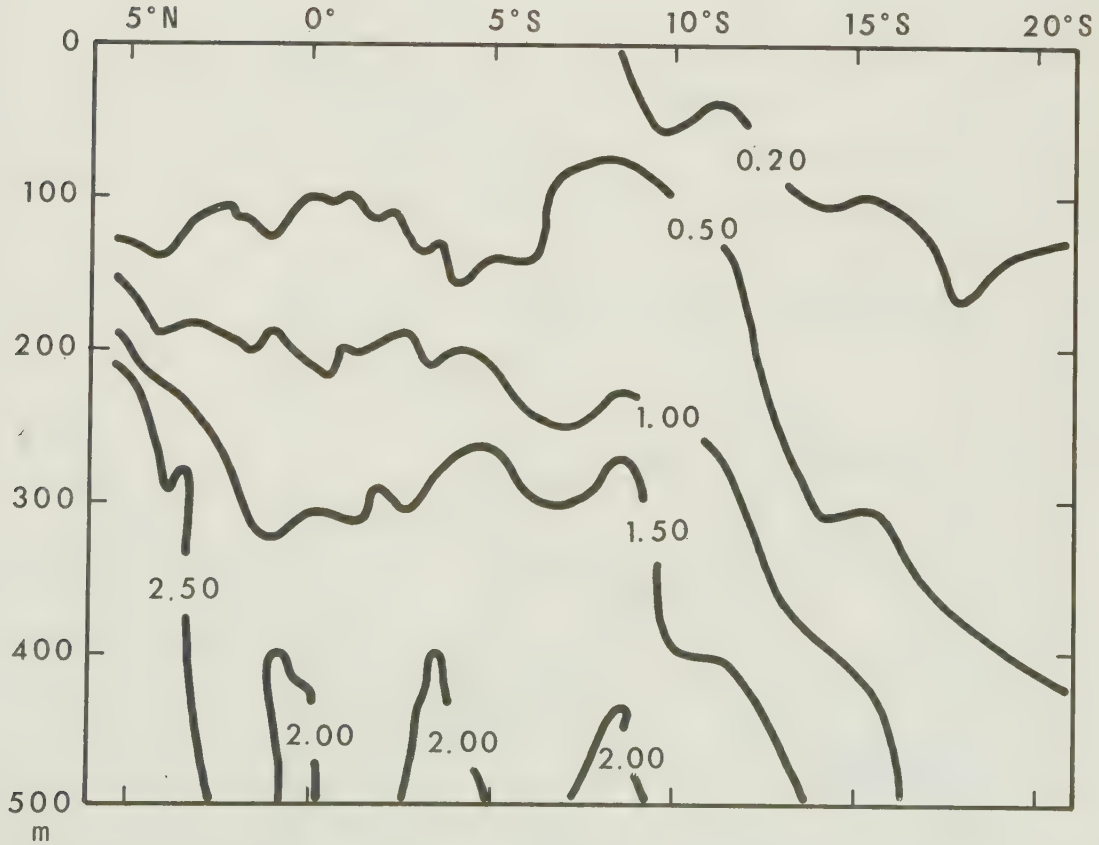


Fig.10 _ Phosphates, en µatg/l.
(Croisière Bora 3) (170° E)

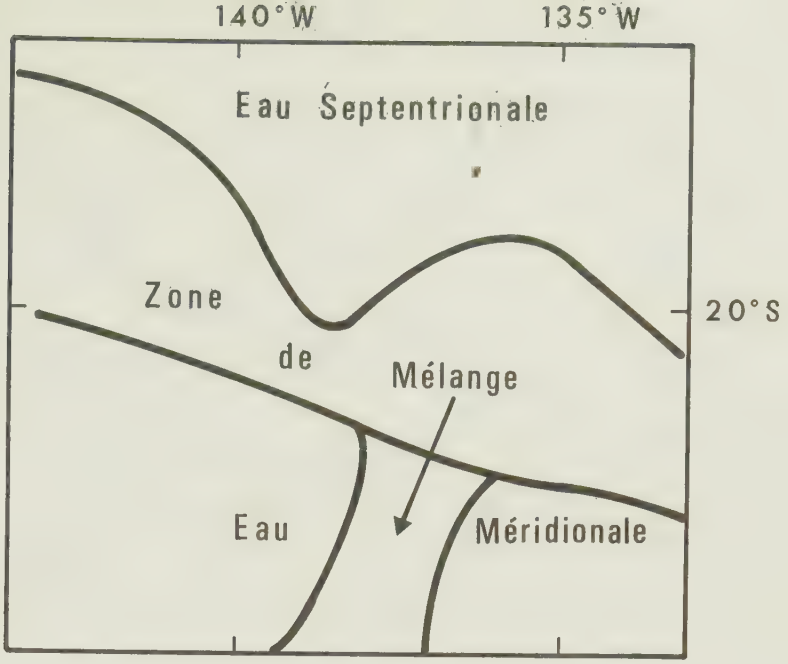


Fig.11 –

Masses d'eau.

(Croisière Brisants)

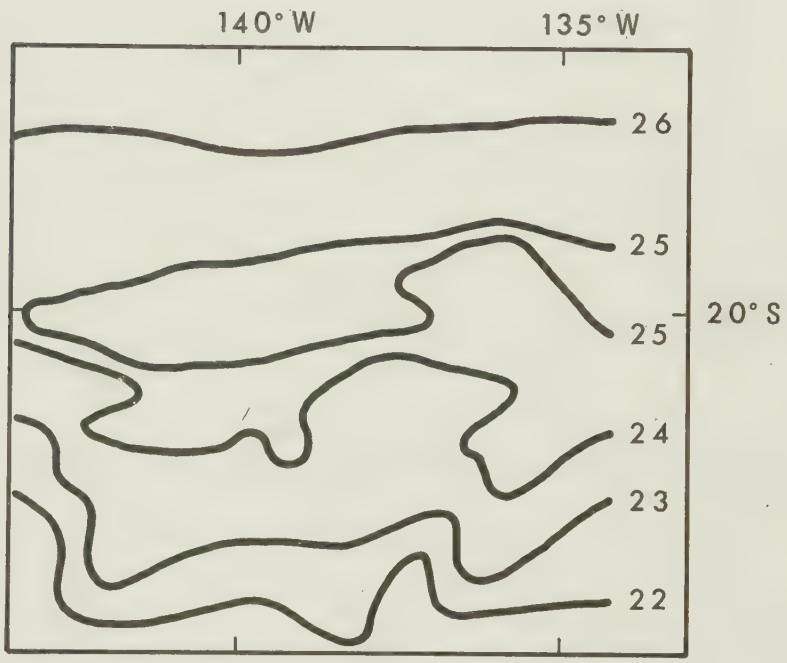


Fig.12 –

Température de surface.

(Croisière Brisants)

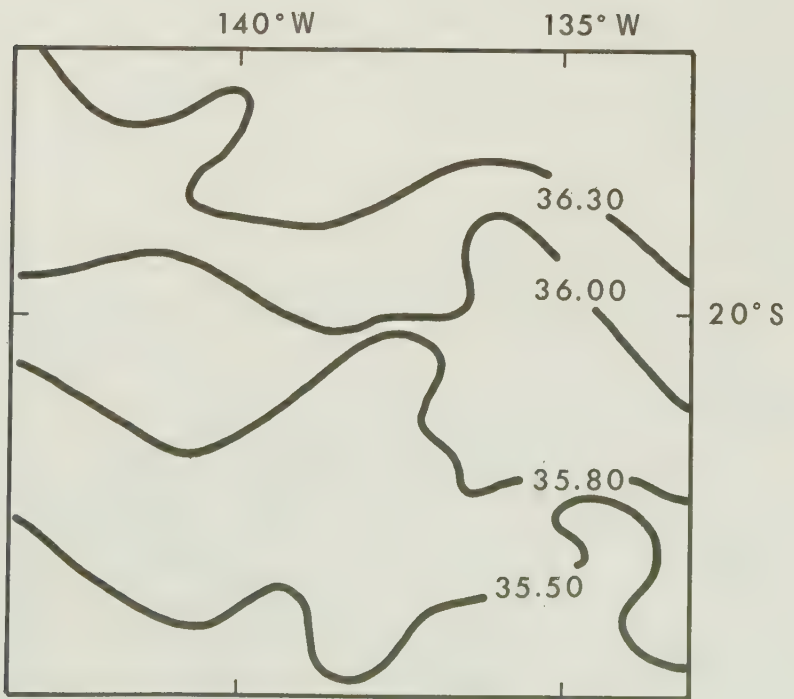


Fig.13 –

Salinité de surface.

(Croisière Brisants)

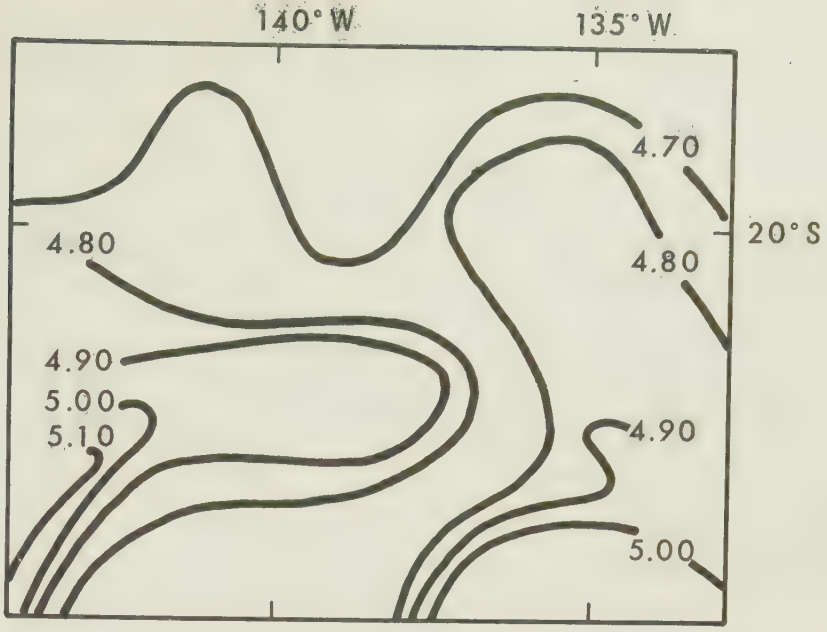


Fig.14 _

Oxygène en surface. ml/l

(Croisière Brisants)

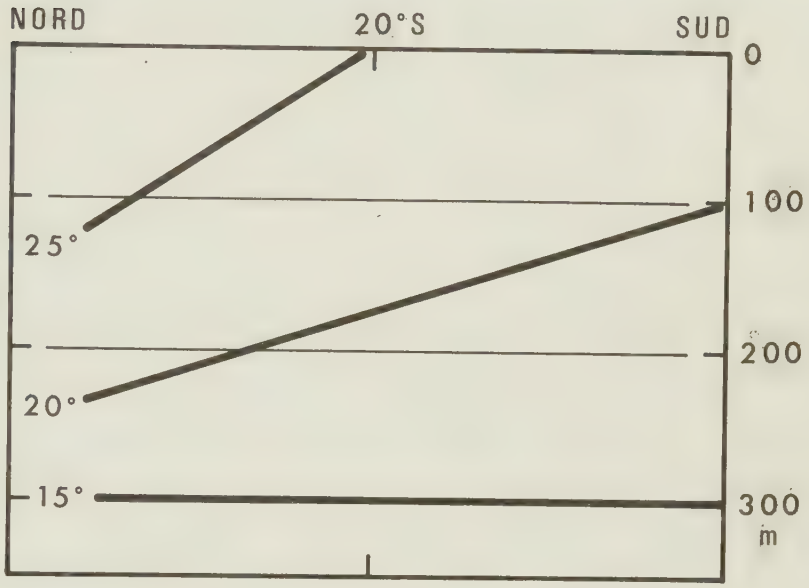


Fig.15 _

Température: coupe N-S schématique.

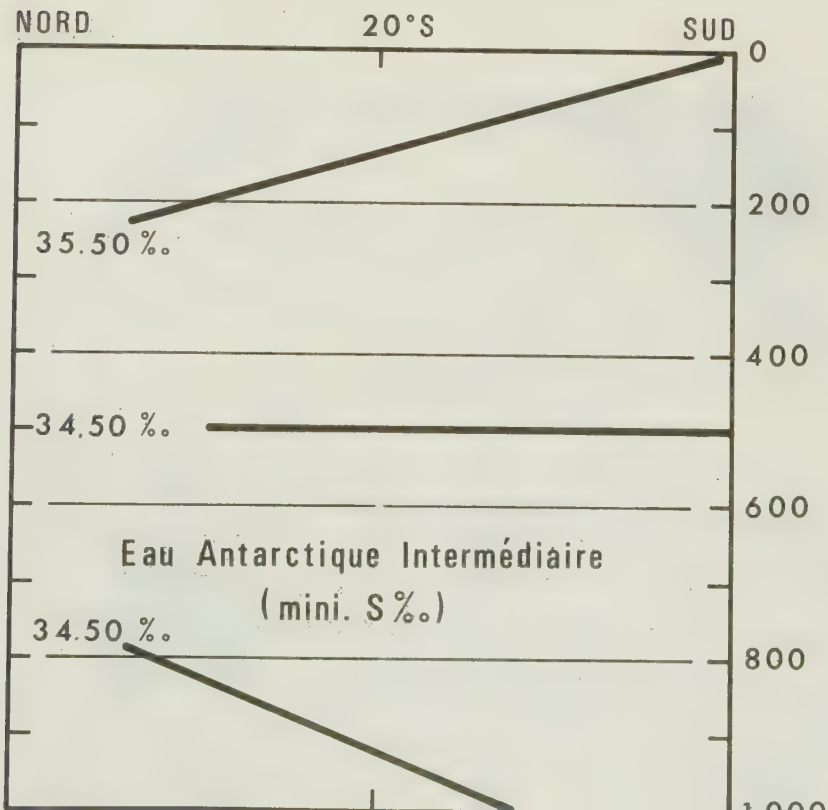


Fig.16 _

Salinité: coupe N-S schématique.

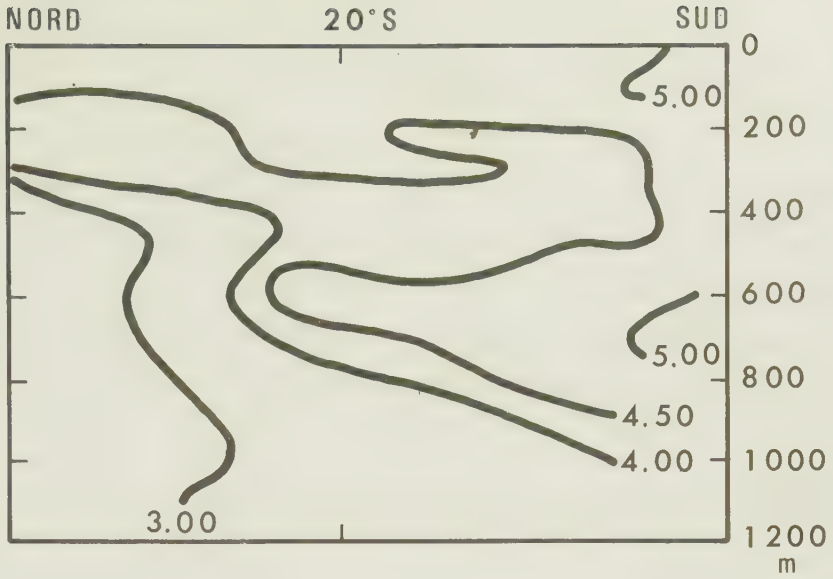


Fig.17 -

Oxygene. (ml/l)
Coupe N-S

(Croisière Brisants)

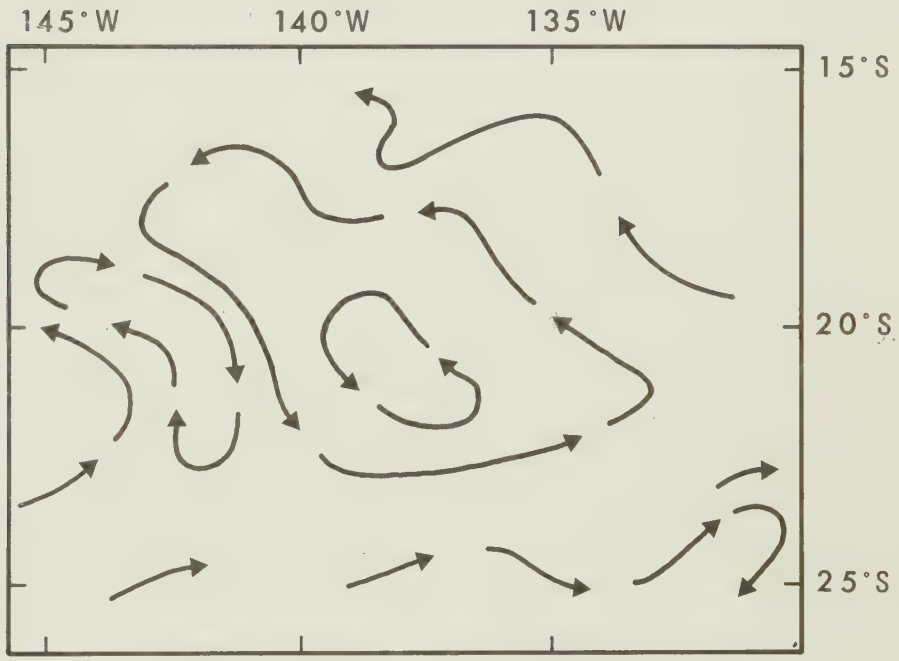


Fig.18 -

Courants généraux.

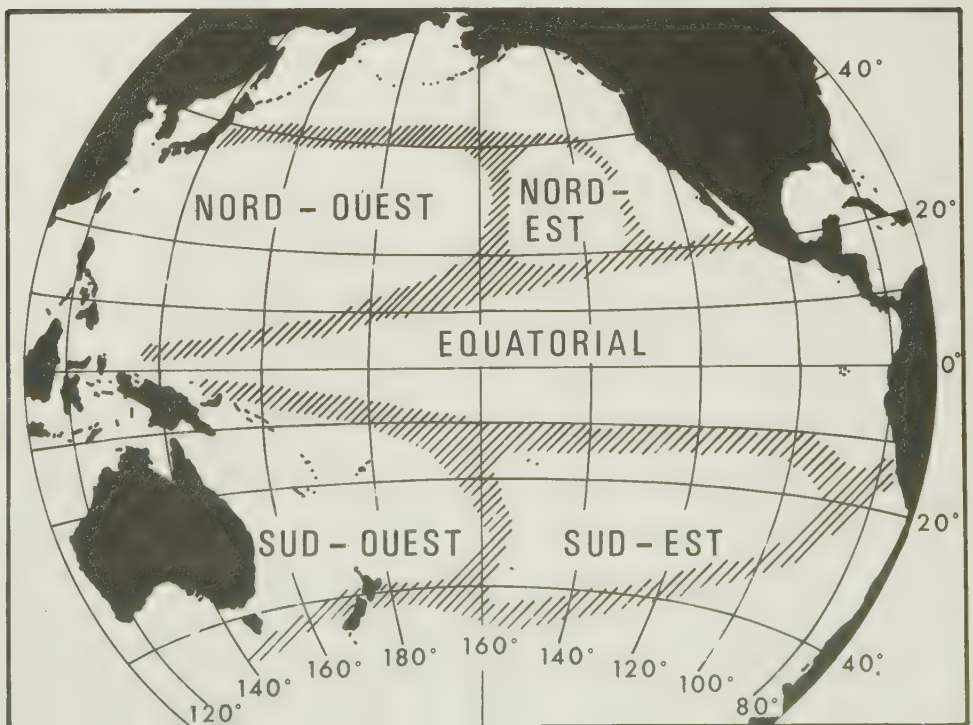


Fig.19 -

Les masses d'eau du Pacifique.
(d'après Sverdrup, Johnson and Fleming 1942)

Les courants généraux (fig. 18), lents dans l'ensemble, se traduisent essentiellement par une vaste plage à mouvement anticyclonique occupant tout le centre de la zone, tandis qu'au sud de 23°S le courant porte à l'Est. Les déplacements subsuperficiels n'excèdent pas quelques cm/sec, tandis qu'au delà de 500m le flux général E-W ne dépasse pas 1cm/sec.

—

La fig. 19 schématise la position des principales masses d'eau du Pacifique.

—

II. METHODES DE RECOLTE ET D'ETUDE

Tout particulièrement dans le domaine de l'océanographie biologique, les méthodes utilisées ont une importance essentielle, et en discuter longuement n'est pas affaire de puriste : elles conditionnent toute l'orientation d'une recherche. Encore cette notion ne peut-elle être intuitive, seule l'expérience l'impose. A bord du "CORIOLIS" toute station de prélèvement s'effectue simultanément avec deux filets frappés sur le même câble : un IKMT de 10 pieds (mailles de 4 et 1mm) et un filet à plancton de diamètre 50cm à mailles de 0,33mm. L'examen des récoltes respectives de ces deux engins traînés un temps identique au même moment et au même endroit est instructif : les deux échantillons sont totalement différents (cf. aussi BANSE 1962; BARKLEY 1964; BRINTON 1962 a). Moins spectaculaires mais néanmoins déterminants sont les effets de la vitesse de traction du filet, la méthode de triage au laboratoire, l'intensité de l'essorage pour l'évaluation des biomasses etc... (cf. GEHRINGER et ARON 1968).

La seconde raison pour laquelle le domaine de la biologie pélagique apparaît fondamentalement dépendant de la méthodologie est l'absence totale de perceptibilité des faits : aucune observation directe ne pourra détromper le biologiste qui évaluerait à 100 individus par m^3 la densité des Euphausiacés à 600 mètres de profondeur dans le Pacifique central.

En raison de cette double évidence : influence considérable des méthodes sur les résultats, et défaut absolu de contrôle empirique, les techniques doivent être décrites avec le maximum de précision, tant en ce qui concerne la récolte en mer que l'étude au laboratoire. Leur mise au point, progressivement affinée au cours de quelques 1 500 stations, a été tout spécialement l'oeuvre de MM. R. GRANDPERRIN et A. MICHEL, océanographes biologistes au Centre O.R.S.T.O.M. de Nouméa, aux travaux desquels nous ferons constamment référence au cours de ce chapitre.

A/ METHODES DE RECOLTE EN MER

La figure 20 schématise le montage utilisé au cours des stations du CORIOLIS.

1. Les engins de prélèvement

1.1. Le midwater trawl Isaacs-Kidd (IKMT) a été conçu et mis au point (ISAACS et KIDD 1953) comme un engin destiné, de par sa grande taille

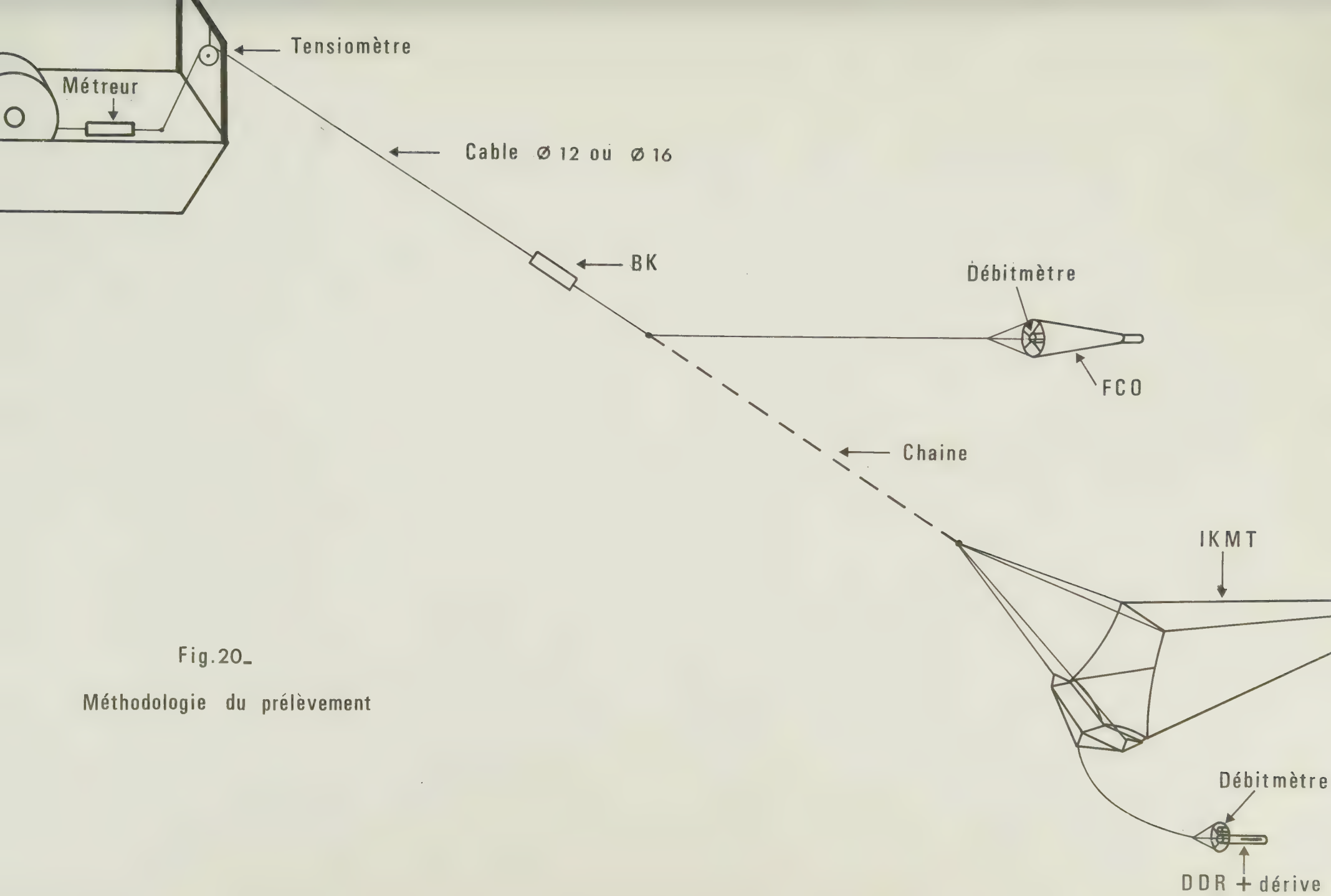


Fig.20_

Méthodologie du prélèvement

et la vitesse élevée à laquelle il doit être utilisé, à la capture du macroplancton et du micronecton. Il a été recommandé comme tel par la "WORKING PARTY" N° 4 de l'UNESCO (FRASER 1966 et 1968).

A l'exception des stations 10 à 39 de la croisière Alizé où fut employé un IKMT de 5 pieds (ouverture de 2,2m^2 environ*), toutes les stations IKMT furent réalisées avec un modèle de 10 pieds (ouverture de 8m^2 environ*). La partie antérieure du filet est constituée de mailles de 4mm, sur une longueur de 9,5 mètres environ; la partie terminale est un filet à plancton ordinaire de diamètre 50cm (longueur 1,80m) en mailles de 1mm (n° 000). L'ensemble est terminé par un collecteur en plastique de grande taille (Ø 20 cm, longueur 60 cm) muni de fenêtres obturées par de la maille 000.

Le filet porte à sa partie inférieure au niveau de l'embouchure une vanne métallique en V formant dépresseur, qui confère à l'engin son comportement particulier (cf. infra).

Le IKMT 5 pieds est rigoureusement identique au modèle 10 pieds, en particulier la partie terminale (filet à plancton Ø 50cm mailles 000) est la même. Seule la partie antérieure (mailles de 4mm) est de dimensions moindres, avec une surface à l'embouchure de l'ordre de 2,2m^2.

1.2. Les filets à plancton (FCO)

En raison de leur mauvaise adaptation à la capture des Euphausiacés adultes qui leur échappent, ils n'ont été que très peu utilisés dans le cadre de cette étude. En fait, seules 10 stations de la croisière "Bora" II ont été dépouillées, aux fins de comparaison entre les récoltes respectives d'un FCO et d'un IKMT 10 (ROGER 1968 a). Le filet, réalisé en mailles de 1mm (n° 000), avait un diamètre de 1 mètre (ouverture 0,8m^2) pour une longueur de 3,60m.

1.3. Le Neuston Net (cf. DAVID 1965) est un filet monté sur traineau, destiné à échantillonner la faune des premiers centimètres sous la surface. L'engin est remorqué par le bateau à une vitesse de l'ordre de 5 noeuds, une patte d'oie asymétrique le plaçant en dehors du sillage du navire. Le Neuston Net utilisé à bord du CORIOLIS est confectionné en mailles n° 2

---

* L'ouverture du IKMT n'étant pas soutenue par un cadre rigide, sa surface peut varier d'environ 10% en fonction des conditions d'utilisation.

(0,33mm). Les Euphausiacés de 35 prélèvements, effectués au cours de la croisière "Cyclone" I, ont été analysés.

1.4. Le Larval Net (L.N.) (OMORI 1965) est un filet fermant de 160cm de diamètre commandé par un double système de messagers : envoyé fermé, il est ouvert par un premier messager puis fermé par un second à la fin de la phase de récolte, et remonté. Deux filets, l'un en mailles de 1mm (croisière "Caride" III), l'autre en mailles de 0,33mm (croisière "Maruru"), ont été employés pour déterminer, avec plus de précision que ne le permet le IKMT, les distributions verticales.

1.5. Les appareils annexes : un certain nombre d'appareils sont utilisés en routine, soit pour aider à la conduite du prélèvement, soit pour définir a posteriori ses caractéristiques précises.

- Un métreur OLYMPIC mesure la longueur de câble filée
- Un tensiomètre DILLON contrôle la tension du câble au cours de la station
- Les distances parcourues dans l'eau par le chalut ont été évaluées par l'intermédiaire de débitmètres (flowmeters) T.S.K. Au cours des premières croisières ("Alizé", "Bora") le débitmètre était placé, dans le IKMT, au niveau de l'embouchure du filet à plancton de ∅ 50cm faisant office de partie terminale. Les remous importants qui se produisent à l'intérieur de l'engin on fait préférer par la suite une fixation du débitmètre en dehors du filet : soit sous la vanne du IKMT, soit, en raison d'une meilleure protection contre les chocs, gréé dans un cercle indépendant, de ∅ 50cm, frappé sur le câble de traction du chalut quelques mètres avant ce dernier. Il faut bien se rendre compte en effet que, le IKMT étant constitué de deux mailles différentes, il est illusoire de parler de volume filtré sensu stricto, ce volume dépendant en fait de la taille de l'animal considéré (ARON 1962 b). Notre but était donc seulement de mesurer la distance parcourue par le filet par rapport à l'eau au cours de chaque trait.

Une intercalibration entre les indications fournies par le débitmètre placé, d'une part dans le cercle indépendant ou sous la vanne IKMT, d'autre part dans le IKMT au niveau de la partie terminale, a montré que les indications de ce dernier étaient environ de 20% inférieures à celle de l'un ou l'autre des premiers.

- Frappé sur le câble de traction du chalut quelques mètres avant ce dernier, un Bathykymograph (BK) (HESTER, AASTED et GILKEY 1963), enregistrant la profondeur du filet par rapport au temps, a été utilisé au cours de la plupart des croisières. Les profondeurs des traits figurant dans l'annexe I résultent des indications fournies par cet appareil (fig. 21), les valeurs suivies d'un astérisque indiquant des estimations théoriques qui correspondent aux stations pour lesquelles le BK n'était pas en état de marche.

- A partir de la croisière"Caride"3, en plus des précédents instruments, un Depth-Distance-Recorder (D.D.R.) a été gréé dans le cercle 50cm à côté du débitmètre. Cet appareil fournit la distance parcourue à chaque profondeur, ces données se traduisant par une courbe (fig. 22) tracée sur une plaque BT. Cette courbe permet d'estimer le volume d'eau filtrée (ou la distance parcourue) par un filet à chaque profondeur, contrairement à celle du BK qui n'indique que le temps passé par le filet aux diverses immersions, mais pas s'il y a travaillé ou non. La somme des indications fournies par le BK et le DDR permet en plus de déterminer pour chaque profondeur la vitesse à laquelle a travaillé le chalut (volume filtré DDR/temps BK), qui est un paramètre fondamental. La vitesse d'un filet par rapport à l'eau peut en effet varier d'une fraction de noeud à la descente jusqu'à plus de 5 noeuds à la remontée: ses performances n'ont, bien entendu, rien de commun dans l'un ou l'autre cas. La figure 23 schématise le profil d'un trait avec indication des vitesses du filet par rapport à l'eau au cours des différentes phases du trajet.

2. Méthodologie du prélèvement

2.1. IKMT. Nous ne pouvons mieux faire que renvoyer à l'excellente analyse de GRANDPERRIN et MICHEL (1970), qui exposent et critiquent dans tous leurs détails les protocoles d'utilisation du IKMT qui furent appliqués à bord du N.O. CORIOLIS de 1964 (croisière "Alizé") à 1969 (croisière "Caride" IV); il nous paraît inutile dans ces conditions de répéter ici le détail des opérations. Par ailleurs, la justification du type de prélèvement choisi (trait oblique profond) est exposée plus loin, au chapitre qui traite de la variation nycthémérale des récoltes.

Les figures 21, 22 et 23 permettent de se faire une idée des résultats obtenus (cf. également ARON et coll. 1965; BACKUS et HERSEY 1956). En dépit des améliorations successivement apportées à la technique des traits, tous comportent trois défauts principaux, inhérents au matériel actuellement

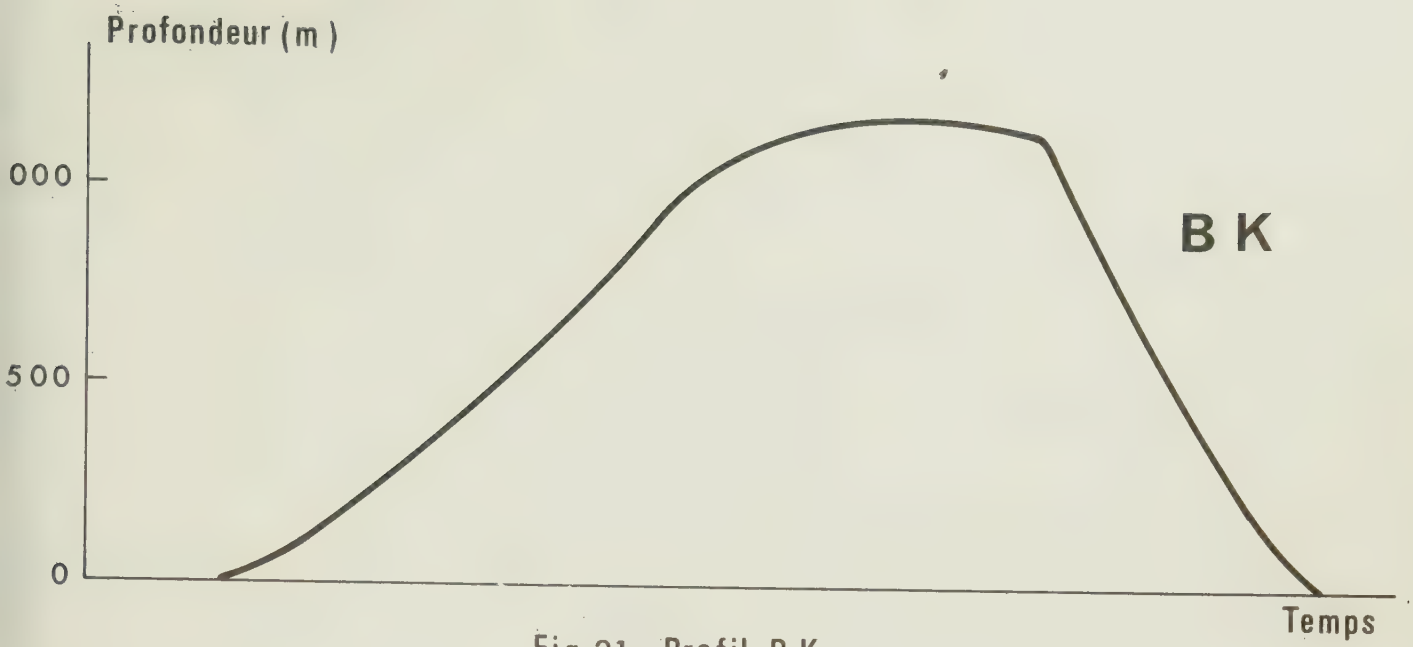


Fig.21_ Profil B K

(d'après GRANDPERRIN et MICHEL)

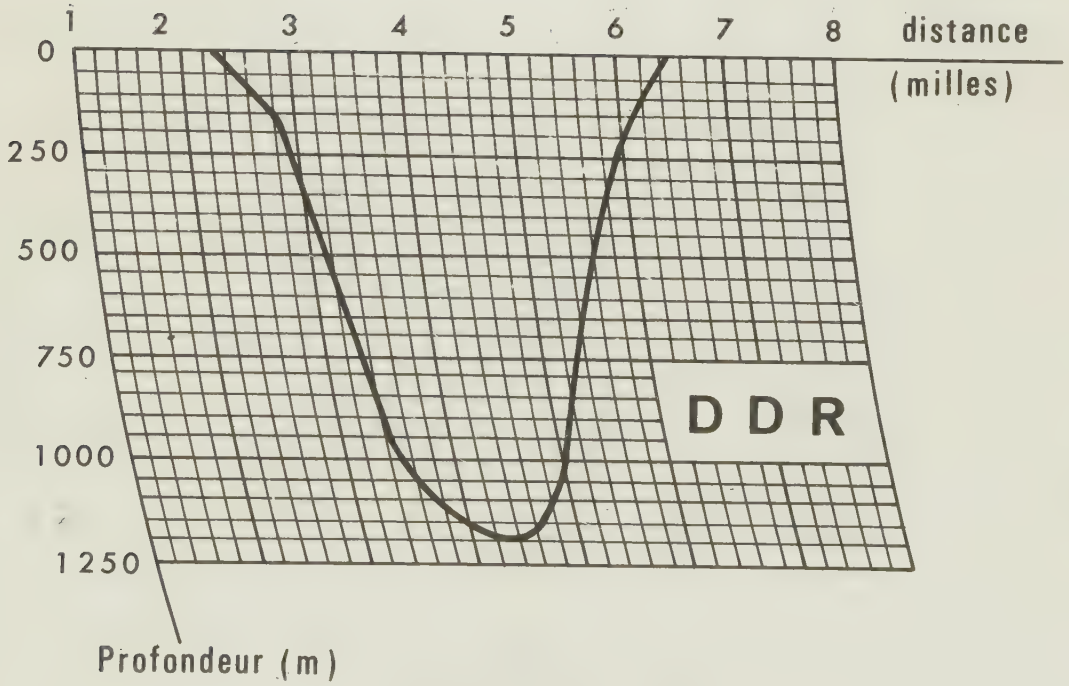


Fig.22_ Profil D D R

(d'après GRANDPERRIN et MICHEL)

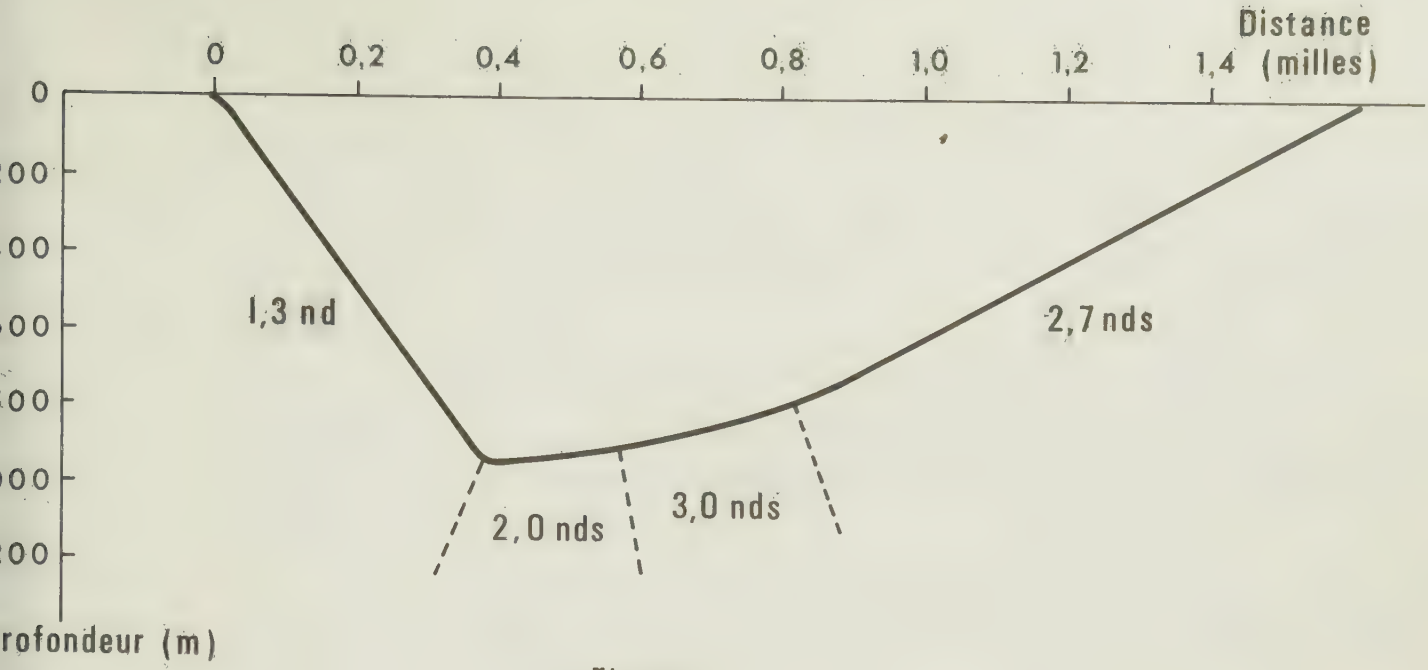


Fig.23_

_Profil d'un trait IKMT avec indication des vitesses du filet par rapport à l'eau.
(d'après GRANDPERRIN et MICHEL)

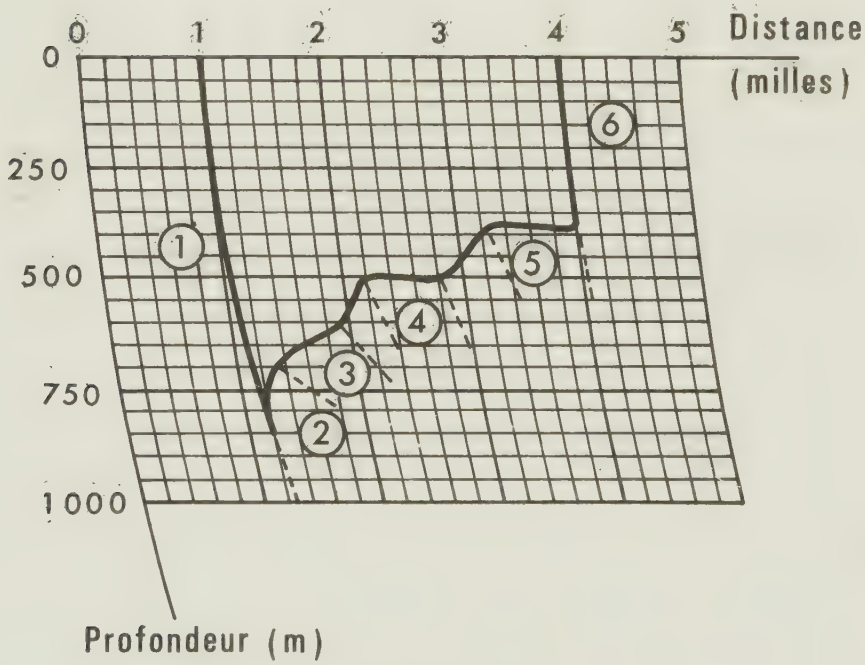


Fig.24_

_Profil DDR d'un trait Larval Net (voir texte)

disponible :

- un "palier" important, presque horizontal (cf. fig. 23), à la profondeur maximale, qui revient à la suréchantillonner par rapport aux autres couches

- une vitesse de filtration (vitesse du filet par rapport à l'eau) irrégulière (cf. fig. 23) qui peut aller, dans les cas extrêmes, de quelques fractions de noeud pendant la descente à plus de 5 noeuds pendant la remontée (ARON et COLLARD 1969)

- une forte imprécision sur la profondeur maximale atteinte, le facteur essentiel en ce domaine étant la vitesse du bateau, difficilement contrôlable lorsqu'elle est inférieure à 5 noeuds.

2.2. Larval Net (LN).

La technique d'utilisation du Larval Net (cf. OMORI, MARUMO et AIZAWA 1965) est en fait plus simple, au moins théoriquement, que celle du IKMT. Il s'agit en effet d'un filet ouvrant-fermant, qui ne pêchera par conséquent que pendant une partie déterminée du trait : dès lors, le profil de celui-ci n'a plus d'importance, le filet n'étant ouvert que pendant une phase "stable" du parcours.

L'emploi du Larval Net à bord du Coriolis étant récent, la méthodologie de principe du prélèvement, donnée ci-dessous, qui est celle utilisée au cours de la croisière "Maruru", doit être considérée comme provisoire.

- on file environ les 2/3 de la longueur de câble estimée nécessaire en fonction de la profondeur à atteindre

- on envoie le messager d'ouverture en arrêtant le filage de manière à percevoir le choc d'ouverture du filet

- après ouverture du filet, on continue de filer, de plus en plus lentement, le dernier tiers du câble. Cette opération a pour but de compenser la remontée brutale de l'engin au moment de son ouverture.

- on effectue 3 paliers horizontaux, de 5 à 15 minutes environ, dans la couche à prospecter

- on envoie le messager de fermeture et on remonte le filet fermé.

Pendant toute la phase de pêche, le navire est maintenu à 4-5 noeuds. La figure 24 représente le profil d'un trait larval net ayant pêché de 800 à 350 mètres : (1) descente du filet fermé, (2) remontée brutale au moment de l'ouverture, (3) (4) (5) paliers, (6) remontée du filet fermé.

En l'absence de dispositifs renseignant sur la position du filet au cours du trait, la difficulté majeure consiste évidemment à estimer à quel moment il convient d'envoyer les messagers : la précision obtenue par rapport aux immersions désirées ne peut être connue qu'a posteriori, à la lecture des plaques DDR.

3. Analyse de l'échantillonnage IKMT :

Ici encore nous renvoyons aux travaux de MICHEL et GRANDPERRIN (1970), qui analysent les aspects théoriques et pratiques de la sélection opérée par le chalut dans la population prospectée. Nous n'en exposerons que les principales caractéristiques, ainsi que les problèmes particuliers que posent à cet égard les Euphausiacés (ROGER 1968 a et b).

3.1. Considérations générales

L'IKMT est un engin conçu pour une capture qualitative des organismes, du fait qu'il entre dans sa constitution deux mailles de tailles différentes : 4 mm pour la partie antérieure, 1 mm pour le cul. Ainsi que le démontrent très clairement MICHEL et GRANDPERRIN (1970) il en résulte une double sélection : d'une part celle de la maille de 4 mm, d'autre part celle de la maille de 1 mm qui porte non plus sur la population réelle mais sur une population modifiée par la sélection subie dans la partie antérieure de l'engin avant d'atteindre le cul du chalut. On aboutit ainsi à des échantillons présentant une bimodalité prononcée, sur la nature de laquelle il est important de ne pas se méprendre sous peine de lui attribuer une origine biologique erronée. Dans l'état actuel du matériel existant, est-il possible de trouver un procédé de récolte mieux adapté à la capture d'une large gamme d'organismes recouvrant les catégories plancton et micronecton ? Il semble que non (cf. ARON 1958 b). La première idée qui vient à l'esprit lorsqu'on envisage un travail quantitatif est d'utiliser un engin constitué d'un seul type de mailles. MICHEL et GRANDPERRIN (1970) ont montré qu'un IKMT entièrement constitué de mailles 4 mm ne capture qu'une gamme d'organismes beaucoup plus réduite; un engin formé uniquement de mailles de 1 mm

opposerait une résistance à l'eau considérable, imposant une faible vitesse de traction qui aurait pour conséquence un évitement très important des individus de grande taille devant l'engin. Quant aux filets à plancton classiques, ils sont impropres à la capture des planctontes agiles (cf. CLUTTER et ANRAKU 1968; HOPKINS 1966; JERDE 1967; McGOWAN et FRAUNDORF 1966; MACKINTOSH 1934; PONOMAREVA 1963), dont les Euphausiacés font incontestablement partie : LASKER (1966) observe que Euphausia pacifica est capable d'atteindre pendant quelques secondes des vitesses de 18cm/sec.; en supposant qu'un filet se déplaçant à 4 noeuds soit détecté à 5 mètres de distance par les animaux, ceux ci peuvent se déplacer de 45 cm avant d'être atteints par l'engin. Nous verrons au chapitre Distributions Verticales combien faibles sont les récoltes d'Euphausiacés d'une taille supérieure à 2 cm avec un filet Larval Net d'un diamètre aussi important que 1,60 m et traîné à une vitesse proche de 5 noeuds. MICHEL et GRANDPERRIN (1970) ont également montré qu'un IKMT constitué des deux sortes de mailles retient un nombre d'individus, sur une large gamme de tailles, très supérieur à la somme de ce que capturent indépendamment ses deux parties constituantes (un IKMT tout en mailles 4 mm et un FCO ∅ 50 cm mailles 1 mm). Compte tenu de ces faits, l'IKMT se présente comme le moins mauvais compromis actuel parmi les engins destinés à la collecte du micronecton dont les formes jeunes relèvent de la catégorie plancton : tel est bien le cas des Euphausiacés. Cette constatation rejoint celle de la "Working Party" n° 4 (Unesco-Zooplankton Sampling 1968); elle incite, d'une part à rechercher de nouveaux moyens plus satisfaisants, d'autre part à n'utiliser le IKMT que conscient de ses performances. Certaines d'entre elles se posent sous la forme de véritables énigmes dont la solution n'apparaît évidente qu'a posteriori. En particulier, nous avons constaté que les rapports Jour/Nuit des nombres d'individus capturés en moyenne par station pour une espèce donnée, étaient d'autant plus faibles que les spécimens étaient de taille plus réduite. Phénomène inexplicable si l'on s'en remet aux hypothèses classiques : les animaux considérés ne pouvaient pas se trouver de jour à une profondeur supérieure à celle atteinte par le filet, qui était de 1200 m, et d'autre part, si l'on invoquait la perception visuelle du chalut meilleure de jour que de nuit, il était inconcevable que les plus petits individus parviennent à lui échapper systématiquement mieux que les grands. MICHEL et GRANDPERRIN (1970) ont finalement proposé une explication satisfaisante : la présence du cul de chalut en mailles fines, qui oppose une forte résistance à l'eau, crée au niveau de son embouchure un mur de pression, avec

phénomènes de refoulement et fortes turbulences, qui amènent les organismes à ne pas y pénétrer et à tourbillonner dans la partie du filet formée de mailles de 4mm pendant une grande partie du trait, venant en contact avec les parois d'autant plus de fois que la station est plus longue et s'échappant à travers ellesd'autant plus qu'ils sont plus petits. C'est ainsi par exemple que des spécimens de 10mm collectés la nuit près de la surface demeurent très peu de temps dans le filet avant d'être ramenés à bord, alors que ces mêmes individus capturés de jour à une profondeur de 600m sont en grande partie perdus au cours de la remontée; ce phénomène étant d'autant moins sensible que les organismes sont de grande taille, pour s'annuler à partir des animaux de 25-30mm de longueur pour lesquels l'échappement à travers la maille de 4mm devient négligeable, on comprend que les rapports Jour/Nuit s'établissent de façon constante en raison directe de la taille des organismes.

En dépit de ces handicaps sérieux à une utilisation de l'engin dans une optique quantitative, nous avons vu qu'en l'état actuel des techniques il existe peu d'alternatives. On est donc conduit à essayer d'estimer, de la manière la plus précise possible, la déformation de l'échantillon obtenu par rapport à la population réelle. La théorie de la sélection opérée par le IKMT étant suffisamment complexe pour que sa transposition aux effectifs réels soit très délicate, nous avons préféré aborder le problème en sens inverse, c'est-à-dire en partant des faits. Deux méthodes ont été successivement proposées : d'une part l'analyse comparative (cf. aussi GRANDPERRIN 1967) entre les récoltes d'un IKMT et celles d'un autre engin (ici un FCO de diamètre 1m, en mailles de 1mm) utilisé dans les mêmes conditions (ROGER 1968 a), d'autre part la correction des effectifs par l'application de coefficients déterminés à partir de considérations d'ordre biologique (ROGER 1968 d).

3.2. Analyses comparatives des récoltes du IKMT 10 pieds et du FCO 1 mètre mailles 1mm (cf. ROGER 1968 a).

Cette comparaison est basée sur les récoltes obtenues pendant la croisière "Bora" II au cours de 10 stations constituées chacune d'un trait au IKMT immédiatement suivi d'un trait identique au FCO. Les stations ont toutes été occupées de nuit entre 20h et 23h, les traits obliques étant effectués entre la surface et une profondeur de 300 mètres.

Les récoltes ont été fractionnées en 6 groupes de tailles (de 0,9 à 3,0) selon le procédé décrit au paragraphe suivant (cf. ROGER et WAUTHY 1968). On constate deux phénomènes très marqués :
- d'une part, le IKMT collecte au total plus d'Euphausiacés que le FCO : 984 en moyenne par 5 000 mètres parcourus, contre 420 seulement
- d'autre part, les individus capturés par le IKMT sont en moyenne de plus grande taille, ce qui revient à dire que le rapport Nombre d'individus collectés par le IKMT/Nombre d'individus collectés par le FCO, sera d'autant plus grand que les organismes seront de plus grande taille. La figure 25 rend compte de ce phénomène. On y remarque en outre la bimodalité de l'échantillon IKMT, ainsi que la plus grande efficacité du FCO pour les tailles les plus faibles (groupe de tailles 0,9). Au niveau de chaque espèce, en caractérisant chacune d'entre elles par un indice de taille moyenne (le principe de son calcul est exposé au paragraphe suivant), on constate bien que l'avantage du IKMT sur le FCO est d'autant plus marqué que l'espèce est de plus grande taille (fig. 26).

Ces principes généraux étant posés, et compte tenu de la difficulté d'estimer les corrections à appliquer aux récoltes à partir de considérations théoriques, on peut, dans le cas où le but recherché est la comparaison de deux engins, se contenter de les intercalibrer en les alignant l'un par rapport à l'autre (BANSE et SEMON 1963). Dans le cas présent, on peut ainsi définir une "surface utile" d'embouchure du IKMT, qui sera variable selon la taille moyenne de l'espèce considérée : pour une espèce de grande taille, le IKMT sera efficace dès son embouchure (surface utile $8m^2$), pour une autre de très petite taille qui échapperait totalement aux mailles de 4mm, le IKMT ne la capturerait qu'au niveau de sa partie terminale en maille de 1mm, de 50cm de ϕ à l'embouchure, et aurait, vis-à-vis de cette espèce, une "surface utile" de $0,25m^2$ environ. D'une manière générale, par rapport au FCO de 1m, le IKMT pourra être assimilé pour chaque espèce à un engin de surface utile S telle que :

$$Sm^2 = 0,8 \times \frac{\text{nombre récolté par le IKMT}}{\text{nombre récolté par le FCO 1m}}$$

0,8 étant la surface à l'embouchure du FCO ϕ 1 m, en m^2. Le tableau 1 indique les différentes valeurs de S pour les principales espèces d'Euphausiacés.

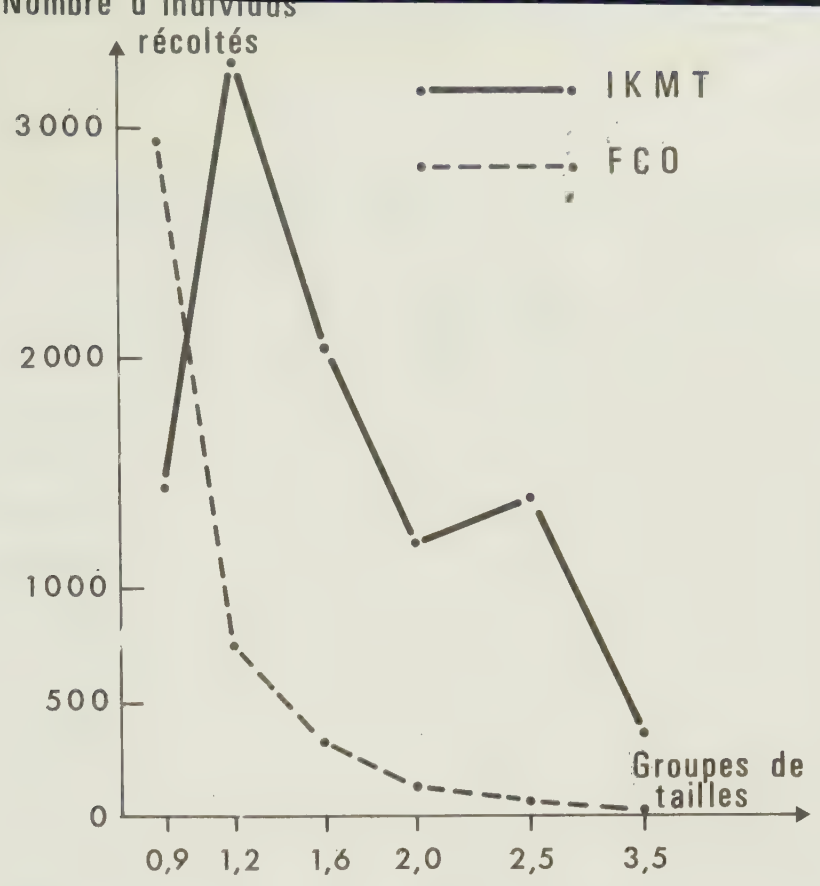


Fig.25_
Captures du IKMT et du FCO en fonction de la taille des organismes_

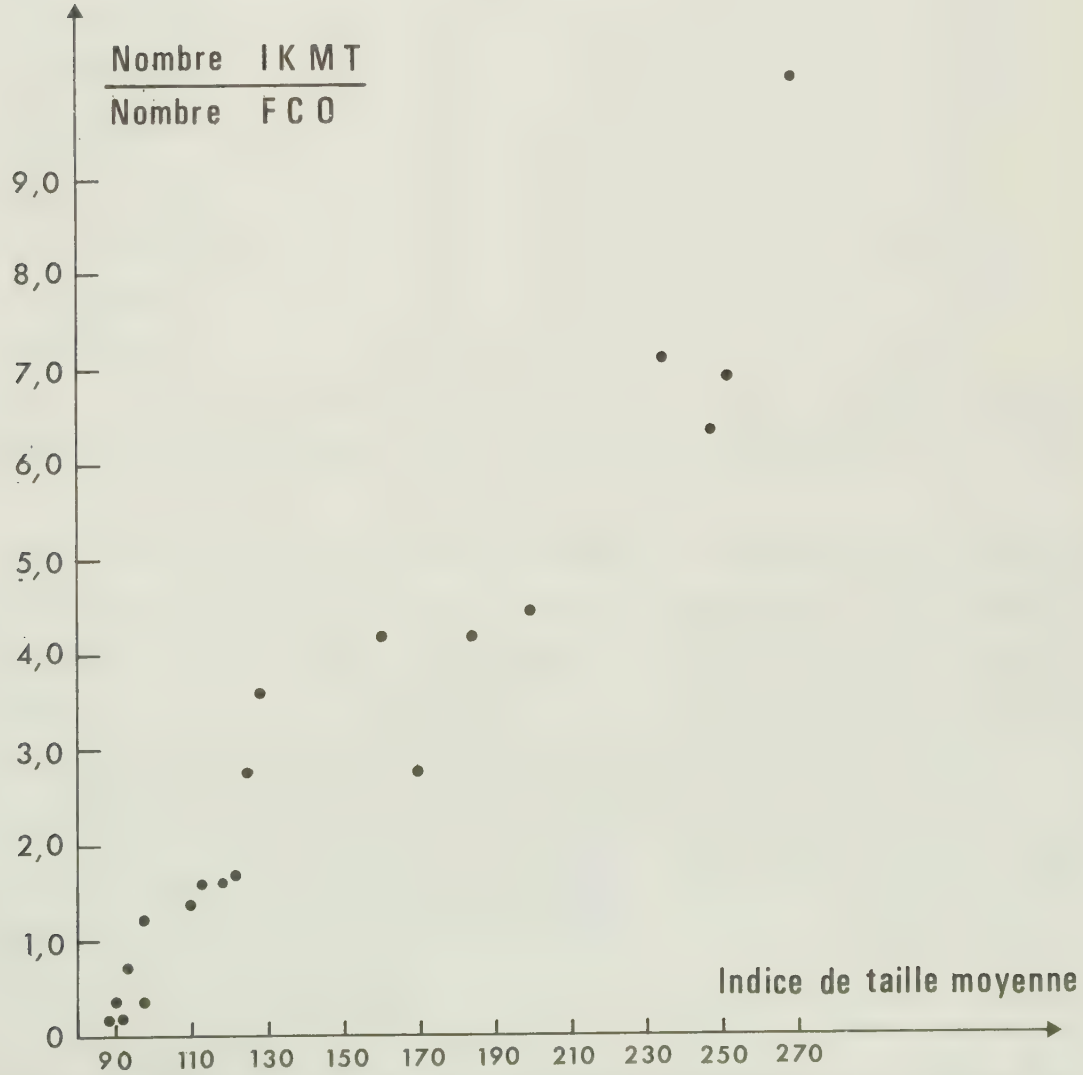


Fig.26_Rapport des nombres d'organismes capturés par le IKMT et par le FCO en fonction de leur taille_

TABLEAU 1 - "Surface utile" du IKMT par rapport au FCO∅ 1 mètre.

Espèces	Nombre IKMT / Nombre FCO	"Surface utile" du IKMT, en m^2
T. tricuspidata	37,5 (*)	(*)
T. pectinata	10,3	8,2
T. cristata	7,1	5,7
N. sexspinosus	7,0	5,6
T. monacantha	6,3	5,0
T. obtusifrons	4,5	3,6
T. orientalis	4,3	3,4
T. aequalis	4,3	3,4
N. tenella	3,6	2,9
N. microps	2,8	2,2
N. boopis	2,8	2,2
S. abbreviatum	1,6	1,3
E. paragibba	1,6	1,3
E. diomedae	1,6	1,3
N. gracilis	1,4	1,1
S. elongatum	1,2	1,0
E. brevis	0,8	0,6
S. carinatum	0,4	0,3
S. longicorne	0,4	0,3
S. affine	0,2	0,2
E. tenera	0,2	0,2

(*) Aberrant : probablement dû à des phénomènes d'essaims.

Une remarque importante doit cependant être faite : la "surface utile" du IKMT est établie ici par rapport à celle, théorique, du FCO ($0,8m^2$), c'est-à-dire qu'on attribue à ce dernier un rendement de 100%, ce qui est évidemment faux. Cette surface utile n'est donc pas la "surface efficace", qui serait obtenue en multipliant la surface utile par le rendement du FCO, c'est-à-dire en utilisant non pas la valeur de $0,8m^2$ (surface du FCO 1m. à l'embouchure) mais la section de la colonne d'eau effectivement filtrée par le FCO 1 mètre ($0,64m^2$ par exemple dans le cas d'un rendement du filet de 80%).

3.3. Estimation minimale de la population réelle (cf. ROGER 1968 d).

Au cours des croisières "Cyclone ", des prélèvements ont été effectués dans la même région pendant une période de six mois, au moyen de techniques identiques. Le dépouillement du matériel de ces quelques 89 stations méthodologiquement très homogènes a mis en évidence, au niveau des espèces, l'influence de l'engin de prélèvement. On constate en effet (cf. fig. 27) que la courbe d'abondance des différents groupes de tailles pour l'ensemble de la période couverte se distribue sensiblement selon une courbe en cloche, plus ou moins décalée vers la droite, ou vers la gauche selon la taille moyenne de l'espèce. Or, en milieu équatorial, une durée de six mois peut être estimée suffisamment étendue au point de vue biologique pour que toutes les phases du cycle de l'espèce aient été rencontrées. Dès lors, on peut penser que la courbe d'abondance globale de chaque espèce, pour l'ensemble de la période considérée, était obligatoirement une fraction d'hyperbole à pente négative, puisque, sur l'ensemble d'un cycle, il y a naturellement plus de larves que de jeunes, plus de jeunes que d'adultes, etc... On est donc fondé à considérer que toute la partie de courbe située à gauche du mode est le reflet d'un artefact dû à la sélection de l'engin de capture, schématisé sur la figure 28 : le point observé en A était en réalité en A', la fraction A-A' ayant échappé au filet; de même B est la position erronée de B', B-B' ayant échappé etc... On est ainsi conduit, pour chaque groupe de tailles, à estimer un coefficient de correction minimum, fondé sur un raisonnement du type : "C" est au moins aussi abondant que "A", donc s'il est représenté par un effectif deux fois moindre cela signifie qu'au mieux, il a été deux fois moins bien échantillonné, et ainsi de suite. On voit immédiatement (fig. 28) qu'un tel raisonnement ne peut être poussé bien loin si l'on ne dispose que d'une seule espèce; par contre, si on possède les courbes de toute une gamme d'espèces de tailles différentes, on peut, de proche en proche, établir des estimations correctives pour toutes les tailles représentées. Ainsi (cf. fig. 27), T. tricuspidata nous prouve que le groupe de tailles 1,6 est, au mieux, échantillonné 1 200/300 = 4 fois moins bien que le groupe 2,0; T. aequalis indique que le groupe 1,2 est, au mieux, échantillonné 1 000/330 = 3 fois moins bien que le groupe 1,6 etc... On voit donc dans la pratique que, des diverses espèces disponibles, c'est celle qui fournira, entre deux groupes de tailles donnés, le plus fort coefficient de correction, qui sera retenue comme moyen d'estimer celui-ci. Les tableaux 2 et 3 indiquent quelles sont les

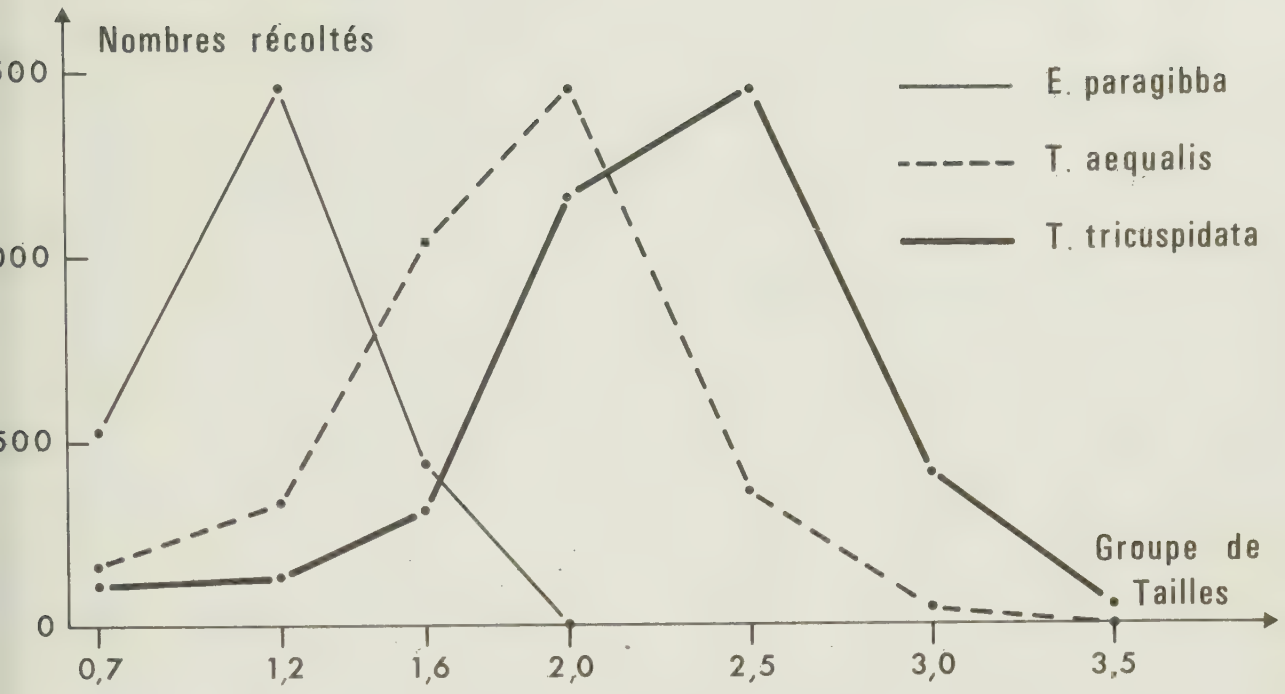


Fig.27_
Composition en tailles de l'échantillonnage pour des espèces de tailles moyennes différentes_

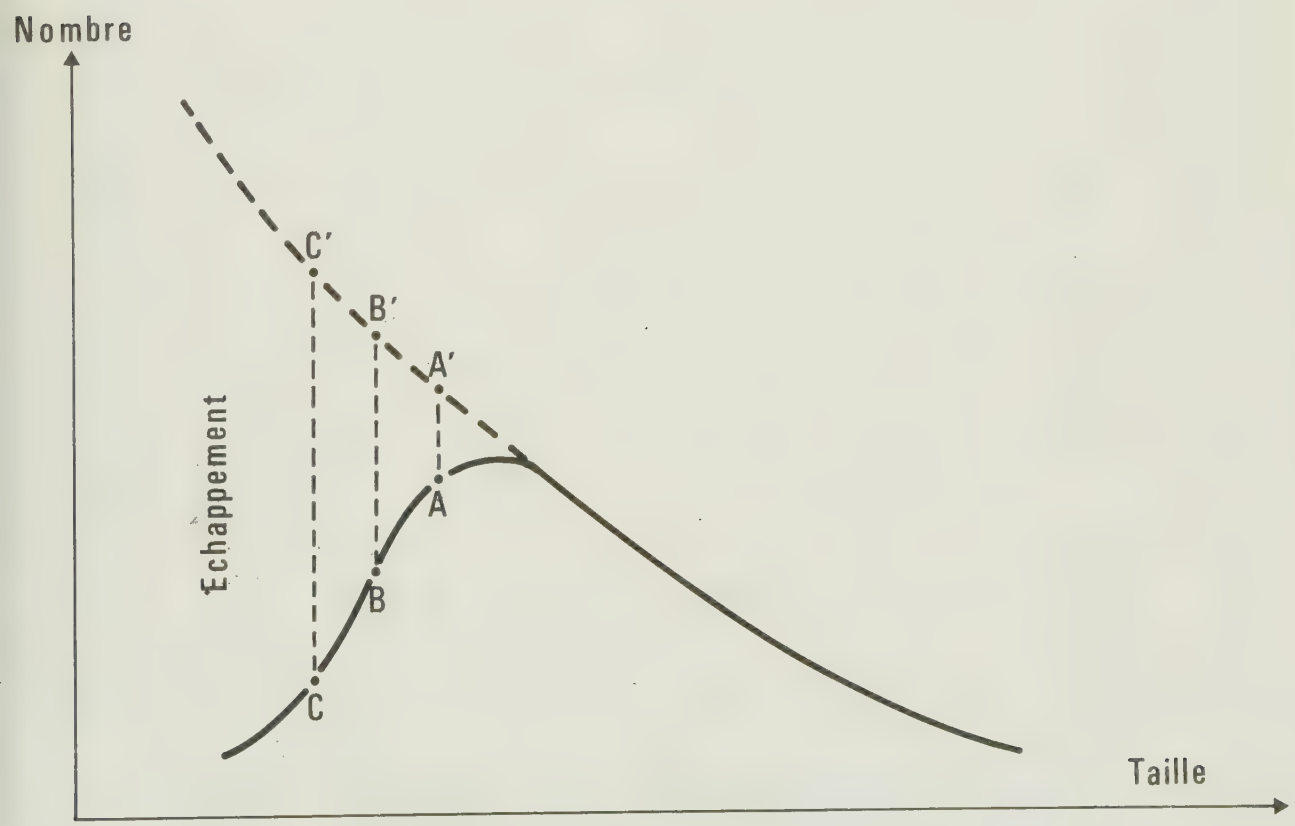


Fig.28_
Artefact introduit par la sélection de l'engin de prélèvement_

TABLEAU 2. Nombres totaux d'Euphausiacés, par espèce et par taille, récoltés au cours des 89 stations, et coefficients de correction calculés. Les nombres inférieurs à 100 n'ont pas été utilisés et figurent entre parenthèses.

Taille*	0,7 à 1,2	coeff.	1,2 à 1,6	coeff.	1,6 à 2,0	coeff.	2,0 à 2,5	coeff.	2,5 à 3,0	coeff.	3,0 à 3,5	coeff.	35
S. longicorne	374	–	150	–	(30)	–	(0)	–	(0)	–	(0)	–	(0)
E. diomedae	9 979	1,15	11 507	–	5 972	–	378	–	(8)	–	(0)	–	(0)
E. paragibba	535	2,74	1 468	–	452	–	(1)	–	(0)	–	(0)	–	(0)
N. tenella	845	2,70	2 276	–	1 712	–	241	–	(16)	–	(0)	–	(0)
T. aequalis	153	2,27	347	3,05	1 060	1,36	1 438	–	383	–	(13)	–	(0)
N. boopis	(52)	–	145	1,95	283	1,62	459	–	374	–	166	–	(36)
T. tricuspidata	111	–	109	3,01	328	3,63	1 191	1,25	1 491	–	433	–	(22)
T. orientalis	(14)	–	(41)	–	106	1,25	132	1,35	178	1,39	247	–	143
T. monacantha	(7)	–	(29)	–	(85)	–	144	1,28	184	2,21	407	–	295
T. pectinata	(1)	–	(14)	–	(38)	–	103	–	(76)	–	113	1,71	193
Coefficient retenu		2,74		3,05		3,63		1,35		2,21		1,71	
Coefficient total à appliquer	155		56		18,5		5,1		3,8		1,7		1,0 (hypothèse)
Estimation du % capturé	0,65 %		1,8 %		5,5 %		20 %		26 %		59 %		100 % (Hyp.)

* Diamètre thoracique, en mm.

TABLEAU 3. Nombres observés et populations réelles estimées (nombre totaux pour 89 stations). Les nombres observés sont entre parenthèses. Effectifs inférieurs à 100 non utilisés. Le signe = indique les catégories ayant été retenues pour l'établissement des coefficients.

Tailles et % capturé / Espèces	0,7 à 1,2 0,65 %	1,2 à 1,6 1,8 %	1,6 à 2,0 5,4 %	2,0 à 2,5 20 %	2,5 à 3,0 26 %	3,0 à 3,5 59 %	3,5 100 % (hypothèse)
S. longicorne	58 000 (374)	8 400 (150)	– (30)	0	0	0	0
E. diomedae	1 547 000 (9 979)	644 000 (11 507)	110 000 (5 972)	2 000 (378)	– (8)	0	0
E. paragibba	83 000 (535) =	83 000 (1 468)	8 400 (452)	– (1)	– (8)	0	0
N. tenella	131 000 (845)	127 000 (2 276)	32 000 (1 712)	1 200 (241)	– (16)	0	0
T. aequalis	24 000 (153)	19 500 (347) =	19 500 (1 060)	7 300 (1 438)	1 500 (383)	– (13)	0
N. boopis	– (52)	8 100 (145)	5 200 (283)	2 300 (459)	1 400 (374)	280 (166)	– (36)
T. tricuspidata	17 000 (111)	6 100 (109)	6 000 (328) =	6 000 (1 191)	5 700 (1 491)	740 (433)	– (22)
T. orientalis	– (14)	– (41)	2 000 (106)	680 (132) =	680 (178)	620 (247)	143 (143)
T. monacantha	– (7)	– (29)	– (85)	730 (144)	700 (184) =	700 (407)	295 (295)
T. pectinata	– (1)	– (14)	– (38)	525 (103)	– (76)	193 (113) =	193 (193)

corrections minimales à appliquer aux différents groupes de tailles pour tenir compte des artefacts d'échantillonnage, établis d'après le matériel des 89 stations des croisières "Cyclone".

Les inconvénients et limitations de ce procédé sont évidents : les estimations obtenues sont minimales, c'est-à-dire que l'on ne peut atteindre à une connaissance réelle des populations en place, mais seulement à leur fixer une limite inférieure; de plus, on pose comme hypothèse de départ que le groupe de tailles le plus fort est échantillonné à 100 %, ce qui est forcément inexact, bien que cette source d'erreur demeure modeste si la taille en question correspond aux possibilités de l'engin. Il faut noter également qu'on ne tient pas compte de l'augmentation progressive du pourcentage de pertes en fonction du temps que les organismes passent dans le filet, de sorte par exemple, que les 20 % estimés retenus du groupe 2,0 représentent la moyenne du pourcentage élevé de nuit (les animaux, proches de la surface, n'ont pas le temps de s'éliminer du filet) et du pourcentage faible de jour(les individus, capturés en profondeur, sont pour une plus grande part perdus au cours de la remontée).

Le calcul des coefficients suppose des données très complètes, en particulier qu'une période correspondant au moins à un cycle complet soit couverte, faute de quoi le fondement même de la méthode serait à rejeter, puisqu'on ne pourrait plus affirmer que la population réellement en place pendant l'ensemble de la période se traduit par une courbe d'abondance régulièrement décroissante en fonction de la taille. Il est également nécessaire que les stations de récolte aient prospecté tout le biotope vertical des espèces et pas seulement les couches occupées par certains groupes de tailles. Enfin, il est admis que, parmi les espèces utilisées, seule la taille des individus influe sur l'image qu'en fournit le filet, ce que nous avons précédemment établi pour les Euphausiacés (cf. fig. 26).

Les avantages de la méthode n'en sont pas moins appréciables : les coefficients obtenus, bien que calculés par défaut, permettent cependant de réduire considérablement la sous-estimation due au mauvais échantillonnage des petites tailles, ainsi qu'on peut en juger d'après le tableau 3; par ailleurs, si les conditions à remplir par le matériel pour l'établissement des coefficients doivent être assez strictes, ceux-ci sont établis une fois pour toutes pour un groupe d'espèces et un engin déterminés; enfin, le

raisonnement étant fondé sur des observations d'effectifs réels et non sur des considérations théoriques de sélection, il tient compte automatiquement de toutes les contingences plus ou moins indécelables a priori.

Nous devons, pour terminer, faire remarquer que le matériel des croisières "Cyclone " ne remplit pas parfaitement les conditions requises. En particulier, la période couverte n'est que de six mois, ce qui, même en milieu tropical, peut s'avérer un peu court; de plus, pour bien des espèces, les effectifs disponibles sont assez réduits. Le calcul exposé précédemment est donc plus à prendre à titre d'exemple que comme une détermination précise des corrections à appliquer aux récoltes d'Euphausiacés effectuées à l'aide d'un IKMT 10.

B/ METHODES D'ETUDE AU LABORATOIRE

Face à un matériel pléthorique, des méthodes nouvelles ont dû être développées, les techniques habituelles ne permettant d'en aborder qu'une faible fraction. Un choix devait être fait, et nous avons pensé que la perte d'information serait, compte tenu de nos objectifs, moins sensible en traitant une grande masse de données par des techniques moins précises, qu'en écartant délibérément une part importante du matériel pour ne se consacrer dans le détail qu'à une partie des récoltes.

Nous n'exposerons que sommairement les techniques de tri du plancton, décrites par ailleurs (MICHEL et GRANDPERRIN 1971), et uniquement pour indiquer quel traitement auront subi les Euphausiacés avant que leur étude propre ne soit entreprise. Nous nous étendrons par contre plus longuement sur les méthodes mises au point pour l'étude de ce groupe.

1. Tri du plancton

Le principe général adopté pour les procédures du triage au laboratoire a été de mécaniser au maximum les opérations de façon à soulager dans toute la mesure du possible les équipes de trieurs face à une quantité énorme de matériel. Dans ce but, la récolte passe successivement dans une colonne isolant des catégories d'organismes selon leur densité, puis dans une série de tamis à barres parallèles, d'écartement décroissant, qui définissent un

certain nombre de groupes de tailles. Ces tamis sont du type de ceux qui ont été conçus pour la séparation des Euphausiacés en groupes de tailles (cf. paragraphe suivant, ainsi que ROGER et WAUTHY 1968). Pour le détail des opérations, nous renvoyons à MICHEL et GRANDPERRIN (1971); nous en donnons ci-dessous les grandes lignes :

La récolte passe successivement dans :
- un tamis à barres parallèles d'écartement 10mm, retenant les plus gros organismes, considérés comme collectés par hasard, et sortant de l'échelle de capture habituelle du IKMT ("fraction A"). Nous verrons au chapitre suivant que dans ces tamis à barres parallèles les animaux sont calibrés selon leur plus petite dimension : largeur pour les poissons, diamètre thoracique pour les crustacés etc... de sorte que ce tamis ne retient réellement que les très gros organismes; aucun Euphausiacé ne reste jamais dans cette fraction, les plus gros individus des espèces géantes Thysanopoda cristata ou T. egregia ne dépassant pas 7mm de diamètre thoracique.
- une colonne de 1,60m de haut, 20mm de diamètre, dans laquelle un courant d'eau ascendant entraîne les animaux d'autant plus haut que leur densité est plus faible et permettant un soutirage à plusieurs niveaux. Cette opération a pour but essentiel de séparer du reste de la récolte les organismes gélatineux qui gênent considérablement le tri manuel effectué in fine.
- un tamis à barres parallèles d'écartement 2,5mm ("fraction B").
- un tamis à barres parallèles d'écartement 1mm ("fraction C"). La partie de la récolte qui traverse ce tamis est dite "fraction D" ou "plancton reste".
- chaque fraction est pesée globalement (poids humide après essorage, cf. GRANDPERRIN et MICHEL 1969 a), les fractions B et C étant ensuite triées à la pince et séparées en une vingtaine de taxa.

2. Traitement des Euphausiacés

Il est évident qu'au niveau d'un seul groupe, le classement en tailles résultant du tri du plancton précédemment décrit, se révèle très insuffisant. Il est donc nécessaire de procéder à une séparation plus fine, en établissant des groupes de tailles d'étendue plus réduite, qui permettront d'estimer, bien que de façon assez grossière (cf. BARGMANN 1945), l'âge des populations (KURATA 1962; LASKER 1966; PONOMAREVA 1963).
Ainsi que nous l'avons déjà dit, l'importance du matériel à traiter nous a conduit à mécaniser au maximum les opérations : en particulier, on ne pouvait

envisager de s'attaquer à des mesures individuelles autrement que sur des sous-échantillons modestes, ce qui, outre la difficulté d'établir ceux-ci valablement pour des organismes d'assez grande taille, eût représenté une perte d'information sensible en diminuant les effectifs au-delà du raisonnable pour beaucoup d'espèces.

Les Euphausiacés récupérés dans les fractions B, C et D précédemment établies, sont passés globalement dans une série de tamis à barres parallèles d'écartement 3,5/3,0/2,5/2,0/1,6/1,2/0,9/0,7mm sélectionnant successivement les animaux selon leur diamètre thoracique. Les tamis, d'un diamètre de 10cm, permettent de traiter 400 à 500 individus simultanément, la récolte étant soumise dans chacun d'eux à une agitation alternative de 10 minutes, obtenue par l'intermédiaire d'un moteur électrique à rotation lente (35 tours/minute environ) (cf. photo A). Le détail des opérations ainsi que les tests d'efficacité sont reportés dans ROGER et WAUTHY (1968). La photo B représente les 8 groupes de tailles obtenus, grandeur réelle.

Cette méthode permet de traiter rapidement des échantillons importants sans aucune intervention manuelle, c'est-à-dire de façon rigoureusement reproductible. Son inconvénient majeur est de trier les organismes en fonction d'un paramètre (le diamètre thoracique) dont l'étendue est faible, de sorte que la précision obtenue reste très inférieure à celle atteinte par des mesures individuelles. Le tableau 4 indique, pour les différentes espèces, la correspondance entre groupe de tailles/poids humide individuel moyen en mg (sur matériel formolé : cf. AHLSTROM et THRAILKILL 1963; GRANDPERRIN et CABOCHE 1968)/ longueur de la pointe du rostre à la pointe du telson en mm. La variabilité observée d'une espèce à l'autre dépend naturellement de la morphologie propre à chacune d'entre elles, une espèces "allongée" ayant une longueur supérieure à celle d'une espèce "courte" pour un même groupe de tailles. Par ailleurs certains caractères morphologiques viennent parfois fausser quelque peu le calibrage des individus; en particulier les ♀ mûres (ovaires au stade IV) présentent fréquemment un gonflement de la région thoracique qui les classe dans un groupe de tailles supérieur à celui des ♂ ou ♀ immatures de même longueur.

La détermination spécifique se fait ensuite à l'intérieur de chaque groupe de tailles, aboutissant à la feuille de station reproduite dans le Tableau 5.

A : appareillage utilisé pour la séparation des récoltes en groupes de tailles
(8 tamis d'écartements décroissants)

B : les 8 groupes de tailles obtenus, grandeur réelle.

A.

B.

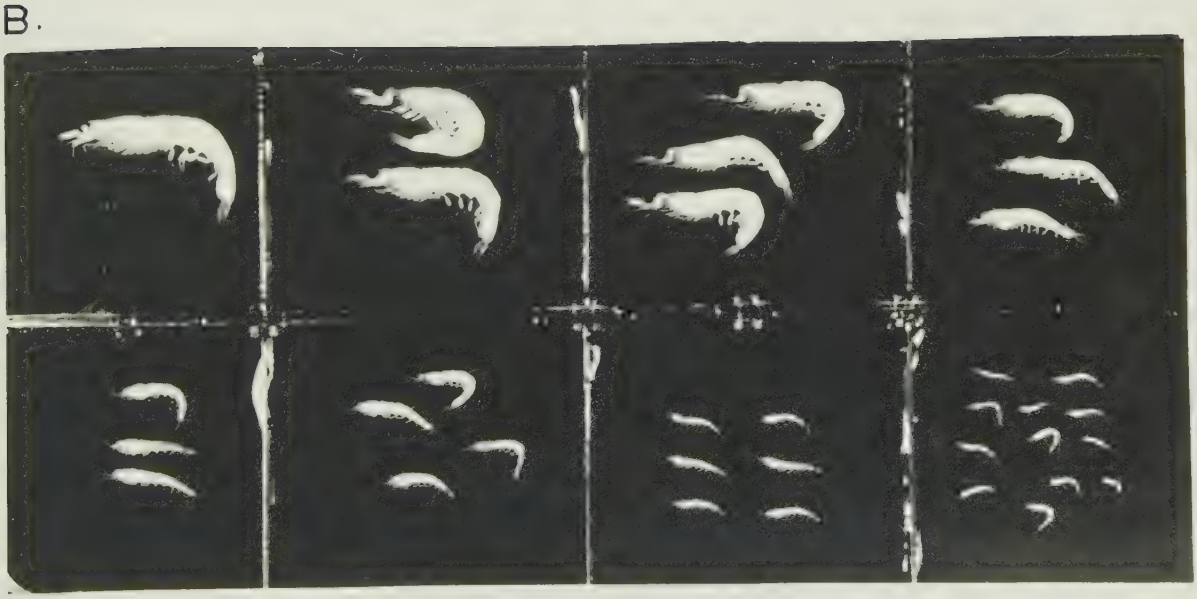


TABLEAU 4. Correspondance entre les groupes de tailles, les poids humides individuels moyens, en mg (1er nombre) et les longueurs, de la pointe du rostre à la pointe du telson, en mm (2ème nombre) pour les différentes espèces. Chaque nombre représente la moyenne de 10 mesures au moins, à l'exception de ceux qui figurent entre parenthèses.

G.T. / Espèces	3,5	3,0	2,5	2,0	1,6	1,2	0,9	0,7
T. cristata	744/ -	(181) -	95/ -	(50)/ -	(16)/ -	-	-	-
T. tricuspidata	-/ 33	116 /30	85/ 26	65/ 21	38/ 17	17/(13)	5/ 10	- / 9
T. orientalis	421/(37)	209/ 33	127/ -	63/ -	36/ -	(20)/ -	(8)/ -	(2)/ -
T. monacantha	287/ 35	196/ 30	100/ 24	59/ 19	35/(16)	-	(13)/(9)	-
T. pectinata	377/ 34	240/(32)	130/ 25	72/ 20	(48)/18	-	-	-
T. obtusifrons	-	(171)/-	-	(79)/ -	-	-	-	-
T. aequalis	-	-	70/ 20	53/ 18	34/ 16	18/ 13	6/ 9	(1)/(7)
T. egregia	(1162)/-	-	-	(54)/ -	(28)/ -	-	-	-
S. carinatum	-	-	-	-	-	-	3/ 8	2/ 7
S. abbreviatum	-	-	(44)/(19)	40/ 18	24/ 15	14/ 12	6/ 9	2/ -
S. maximum	238/ -	153/(29)	95/ 24	56/ 21	32/ 18	15/ 13	(9)/(10)	-
S. elongatum	-	-	-	-	-	11/(13)	7/ -	(2)/ -
S. longicorne	-	-	-	-	(17)/ -	12/(10)	6/ 9	2/ (7)
S. affine	-	-	-	-	-	4/ -	3/ 7	2/ 7
E. diomedae	-	-	(38)/(19)	35/ 18	29/ 16	19/ 13	9/ 9	3/ 7
E. paragibba	-	-	-	(28)/	26 /17	18/ 14	8/ 10	(3)/(8)
E. tenera	-	-	-	-	-	(11)/ -	4/ 9	3/ 8
E. gibboides	-	-	- / 25	-	-	-	-	-
N. tenella	-	-	(55)/24	40 /23	31/ 19	20/ 16	9/ 14	3/ -
N. microps	-	(90)/ -	62/(23)	49/ 20	32/ 17	16/ 15	8/ 10	4/ 8
N. gracilis	-	-	-	-/ 17	23/ 16	14/ 14	9/ 12	-
N. flexipes	-	-	-/ 24	(65)/20	(30)/18	-/ 15	(8)/ 11	-
N. sexspinosus	(305)/ -	184/ -	-	(36)/ -	(34)/ -	-	-	-
N. boopis	(201)/-	144/(27)	102/(23)	66/(20)	37/(18)	21/(13)	(9)/ -	-
B. amblyops	(218)/-	141/(24)	86/ 23	(58)/21	(36)/(17)	(19)/(13)	(10)/(11)	-

Croisière : Station : Engin : Prof.: Point : Date :

	TOT.	3,5	3,0	2,5	2,0	1,6	1,2	0,9	0,7		TOT.	3,5	3,0	2,5	2,0	1,6	1,2	0,9	0,
. cristata										E. gibboides									
. tricuspidata										E. eximia									
. orientalis										E. diomedae									
. monacantha										E. brevis									
. pectinata										E. mutica									
. obtusifrons										E. paragibba									
. aequalis										E. tenera									
. subaequalis ♂ ♀										E. distinquenda									
. egregia																			
. cornuta										N. tenella									
										N. microps									
S. carinatum										N. gracilis									
S. abbreviatum										N. atlantica									
S. maximum																			
S. elongatum										N. flexipes									
S. affine										N. sexspinosus									
S. longicorne										N. boopis									
S. microphthalma										B. amblyops									

Le classement des espèces en groupes de tailles permet de calculer rapidement pour chacune d'entre elles un "indice de taille moyenne", obtenu très simplement en faisant la somme des produits de chaque groupe de tailles par le pourcentage d'individus de l'espèce considérée qu'il contient. Ainsi une espèce dont les représentants seront répartis à raison de 8 % dans le G.T. 3,0/14 % dans le GT 2,5/21 % dans le GT 2,0/38 % dans le GT 1,6/17 % dans le GT 1,2/2 % dans le GT 0,9 aura un indice de taille moyenne de : (3,0 x 8) + (2,5 x 14) + (2,0 x 21) + (1,6 x 38) + (1,2 x 17) + (0,9 x 2) = 184. Cet indice, sans prétendre à une grande précision, permet cependant de situer très rapidement une espèce quant à la taille de ses représentants; il ne faut toutefois pas perdre de vue qu'il ne caractérise pas uniquement l'espèce considérée mais aussi l'engin de récolte, puisqu'il est établi non pas sur la population réelle mais sur l'image toujours infidèle qu'en fournit le filet utilisé.

—

En ne tenant compte que des récoltes IKMT, à l'exclusion du matériel FCO, Larval Net et Neuston Net, le nombre total des spécimens déterminés est supérieur à 400-000. La répartition de ce matériel en genres et espèces, ainsi que son origine géographique, seront détaillées au cours du chapitre Zoogéographie.

—

III - ZOOGEOGRAPHIE, CARACTERISTIQUES DES DISTRIBUTIONS ET VARIATIONS SAISONNIERES

Ainsi que nous l'avons remarqué précédemment, les grandes lignes de la distribution des différentes espèces dans le Pacifique sont relativement bien connues (BRINTON 1962 b). Il faut toutefois garder en mémoire l'étendue de la zone étudiée, en comparaison de laquelle le nombre de stations jusqu'ici occupées apparaît ridiculement faible. Le matériel mis à notre disposition par les croisières du Coriolis représente une densité d'information encore jamais atteinte dans ces régions, et autorise une étude détaillée des distributions à une tout autre échelle que celle qui était accessible jusqu'à maintenant.

Sur le plan zoogéographique, les récoltes dont nous disposons permettent de définir cinq grandes zones de peuplement (fig. 29) :

- zone A : Pacifique équatorial ouest (croisières "Cyclone", partie nord des croisières "Bora", extrêmité ouest de la croisière "Alizé") - 170°E - 5°N à 5°S.
- zone B : Pacifique tropical sud-ouest (partie sud des croisières "Bora") - 170°E - 20°S à 5°S.
- zone C : Pacifique équatorial central (croisières "Caride", partie centrale de la croisière "Alizé") - 135°W à 155°W sur l'équateur.
- zone D : Pacifique tropical central sud (croisières "Atoll" et "Brisants") - 130°W - 145°W / 15°S - 25°S.
- zone E : Pacifique équatorial est (extrêmité est de la croisière "Alizé") - 92°W à 140°W sur l'équateur.

Nous considèrerons successivement les points suivants :

A) l'utilisation des méthodes statistiques dans l'analyse des éléments quantitatifs qui sont à la base de cette partie du travail.
B) les différentes espèces en présence, leur abondance relative, leurs particularités dans la mesure où elles influent sur la représentativité des récoltes.
C) les grandes zones de peuplement, leur richesse respective et la composition spécifique de leurs populations.
D) quelques caractéristiques de la distribution des principales espèces, en particulier les phénomènes d'essaims et les variations nycthémérales.
E) les variations saisonnières.

—

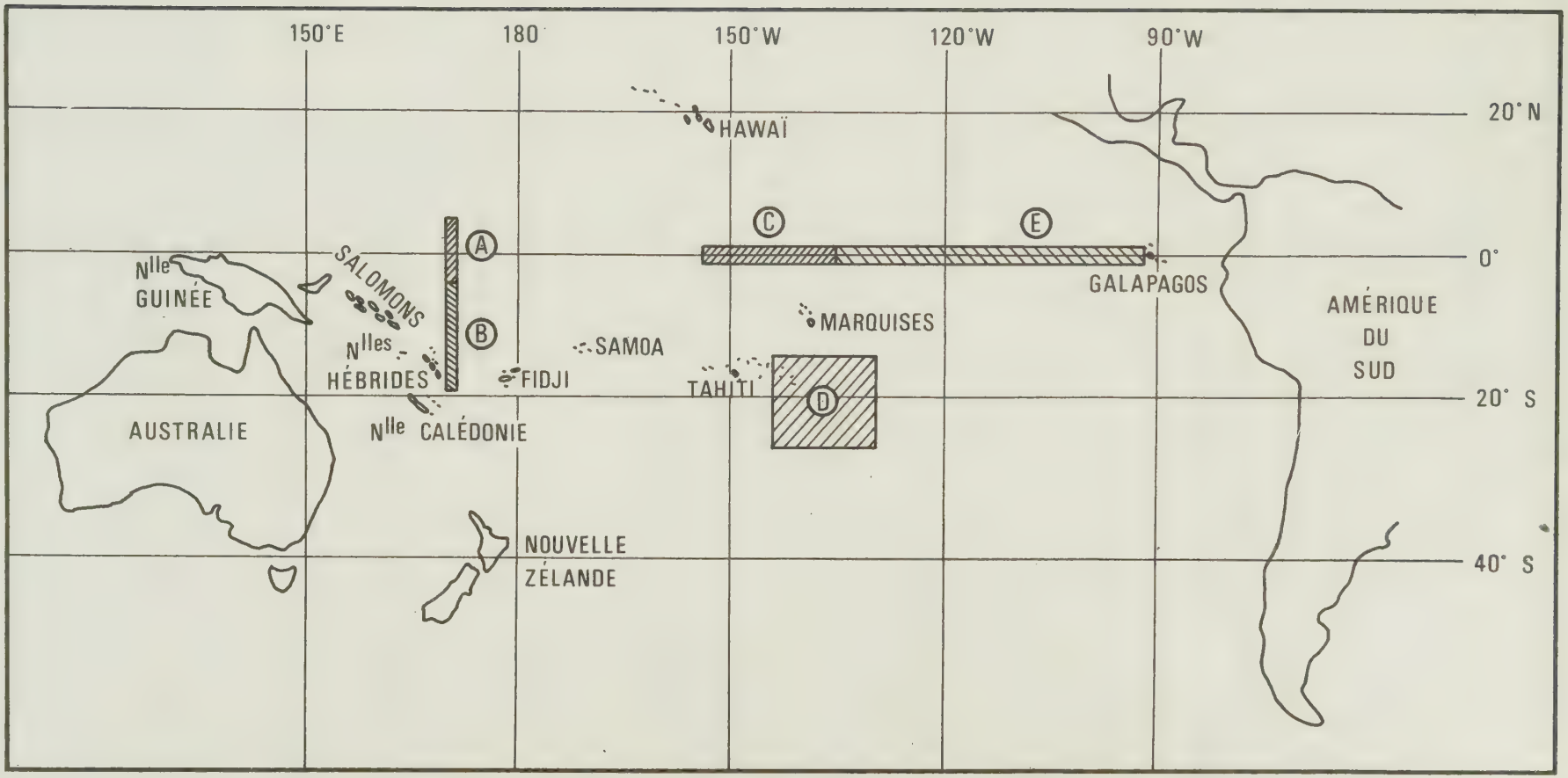


Fig. 29_

Les cinq zones étudiées (cf. Zoogéographie)

A) Quelques remarques sur l'utilisation des tests statistiques.

Comme le constate COLEBROOK (1969) d'une manière quelque peu désabusée, "... jusqu'à maintenant, les chercheurs qui n'utilisent pas les méthodes statistiques ont fait progresser bien davantage nos connaissances sur le plancton que ceux qui les utilisent..." C'est qu'en effet les distributions planctoniques se révèlent bien éloignées du "schéma de l'urne" chère aux statisticiens, qui abandonnent volontiers à d'amères incertitudes le chercheur aux prises avec des distributions aberrantes. L'auteur précité remarque en effet très justement que ... "le monde planctonique est régi par de nombreux facteurs (mouvements des masses d'eau, nutrition, reproduction, comportements sociaux, migrations) qui obéissent à des lois autres que celles du hasard, et à qui l'on ne peut, par conséquent, pas plus appliquer les statistiques classiques qu'à un dé pipé ou à une roulette truquée".

Il faut ajouter à ce sombre tableau que les variables considérées étant essentiellement aléatoires, l'interprétation causale ne sera accessible qu'exceptionnellement, et seulement si elle est étayée par d'autres présomptions que celles de l'analyse statistique : le plus souvent il faudra se contenter d'une simple constatation de fait.

Ces prémices moroses étant posées, quel emploi pouvons-nous envisager de l'outil statistique ? Dans le cadre de ce travail il restera très modeste, confiné précisément à un rôle d'outil. Nous donnerons succintement quelques indications sur les opérations suivantes :

1 - Normalisation des distributions.
  - 1.1. - Les transformations normalisantes
  - 1.2. - Tests de normalité
    - 1.2.1. - Tests graphiques : droite de Henry (graphique Probit) et graphique Rankit
    - 1.2.2. - Calcul des ordonnées de la courbe normale et test X^2 de Pearson.
  - 1.3. - Exemple d'application

2 - Comparaison des moyennes et analyse de la variance. Test F, test t, écart réduit. Exemples d'application.

3 - Comparaison de distributions non normales. Test de Wilcoxon. Exemple d'application.

4 - Remarques sur la variabilité. Coefficient de surdispersion.

1. Normalisation des distributions

1.1. Les transformations normalisantes

La très grande majorité des tests statistiques suppose que les données à traiter sont distribuées normalement, et, lorsque deux distributions doivent être comparées, que les variances sont sensiblement égales. Or, tel est rarement le cas dans les séries d'échantillons planctoniques. On constate en effet, de manière très générale, que les distributions demeurent très éloignées de la normale et que la variance augmente avec l'effectif. En conséquence, si on désire jauger une hypothèse à l'aide d'un test statistique, il sera presque toujours nécessaire de transformer auparavant la distribution réelle pour la rapprocher de la normalité. Cette normalisation s'effectue par l'application d'une transformation mathématique arbitraire, choisie uniquement en fonction de sa capacité à normaliser la série à traiter, sans qu'elle soit liée à aucune signification propre : il s'agit uniquement d'un artifice destiné à modifier provisoirement la forme de la distribution, de manière à la rendre apte à supporter les tests. La conclusion devra par conséquent faire référence aux données originales et non aux valeurs normalisées qui ne possèdent aucune signification intrinsèque.

Dans la pratique, après s'être assuré de la non normalité de la distribution réelle, on recherchera quelle transformation la normalise le mieux en testant la normalité des séries obtenues (voir paragraphe suivant). Les transformations les plus utilisées sont $y = \log x$, $y = \log (x + k)$, $y = \log^2 x$ et $y = \sqrt{x}$ (cf. FRONTIER 1969).

1.2. Tests de Normalité

1.2.1. Les tests graphiques

La normalité d'une distribution peut se tester rapidement par une méthode graphique, et l'on n'aura recours à un test calculé, beaucoup plus laborieux, que si la normalisation obtenue paraît douteuse. Le principe du test graphique est de transformer la courbe intégrale en S représentative des pourcentages cumulés, dont les caractéristiques sont difficiles à évaluer, en une droite (anamorphose).

La méthode la plus utilisée est dite transformation Probit. Elle consiste à porter les pourcentages cumulés des différentes classes d'effectifs sur un graphique à ordonnées Probit, sur lequel toute distribution normale,

quelles que soient sa moyenne et sa variance, se traduit par une droite dite droite de Henry. Inversement, toute série de points s'ordonnant autrement qu'en une droite traduira une distribution autre que Normale, et d'autant plus éloignée de la Normale que la courbe obtenue se différenciera d'une droite (voir plus loin Exemple d'application). Un autre test graphique peut également être utilisé, d'une part dans le cas de petits échantillons ($N < 50$) où il est plus rapide que la transformation Probit, d'autre part si l'on ne dispose pas du papier graphique spécial Probit. Il s'agit du test Rankit.

1.2.2. Le test X^2 de Pearson

Lorsque l'alignement obtenu sur les graphiques Probit ou Rankit est douteux, il convient de tester de manière plus précise la normalité de la distribution pour décider si elle peut ou non être considérée comme une approximation suffisante de la loi Normale pour conserver au test sa signification. Le test X^2 de Pearson remplit ce rôle en comparant la distribution à tester à la courbe normale théorique de même moyenne et de même variance dont on aura auparavant calculé les ordonnées.

1.3. Exemple d'application

Nous avons dit que la distribution des effectifs d'une série d'échantillons planctoniques ne pouvait que rarement s'assimiler sans transformation à une distribution normale. Ce cas se présente parfois cependant : la figure 30 montre par exemple que la distribution des effectifs de E. diomedae dans les traits 0-600m de jour se distribue, en ordonnées Probits, selon une droite presque parfaite. La même figure montre par contre que celle des effectifs de T. tricuspidata dans ces mêmes traits s'éloigne considérablement de la normale : si nous désirons appliquer des tests statistiques à cette série, il faudra auparavant la normaliser. Nous indiquons succintement les étapes de cette normalisation à titre d'exemple :

- ordonner et classer les effectifs (ici 11 classes, se réduisant à 6 après groupement des classes extrêmes dont l'effectif théorique devra être au moins égal à 5 pour le calcul du X^2)
- vérifier la non-normalité de la distribution par le test Probit (fig. 30)
- essayer les transformations normalisantes en testant les séries obtenues sur graphique Probit. On constate qu'ici, c'est la transformation $y = \log x$ qui procure une normalisation satisfaisante (fig. 30)

lés

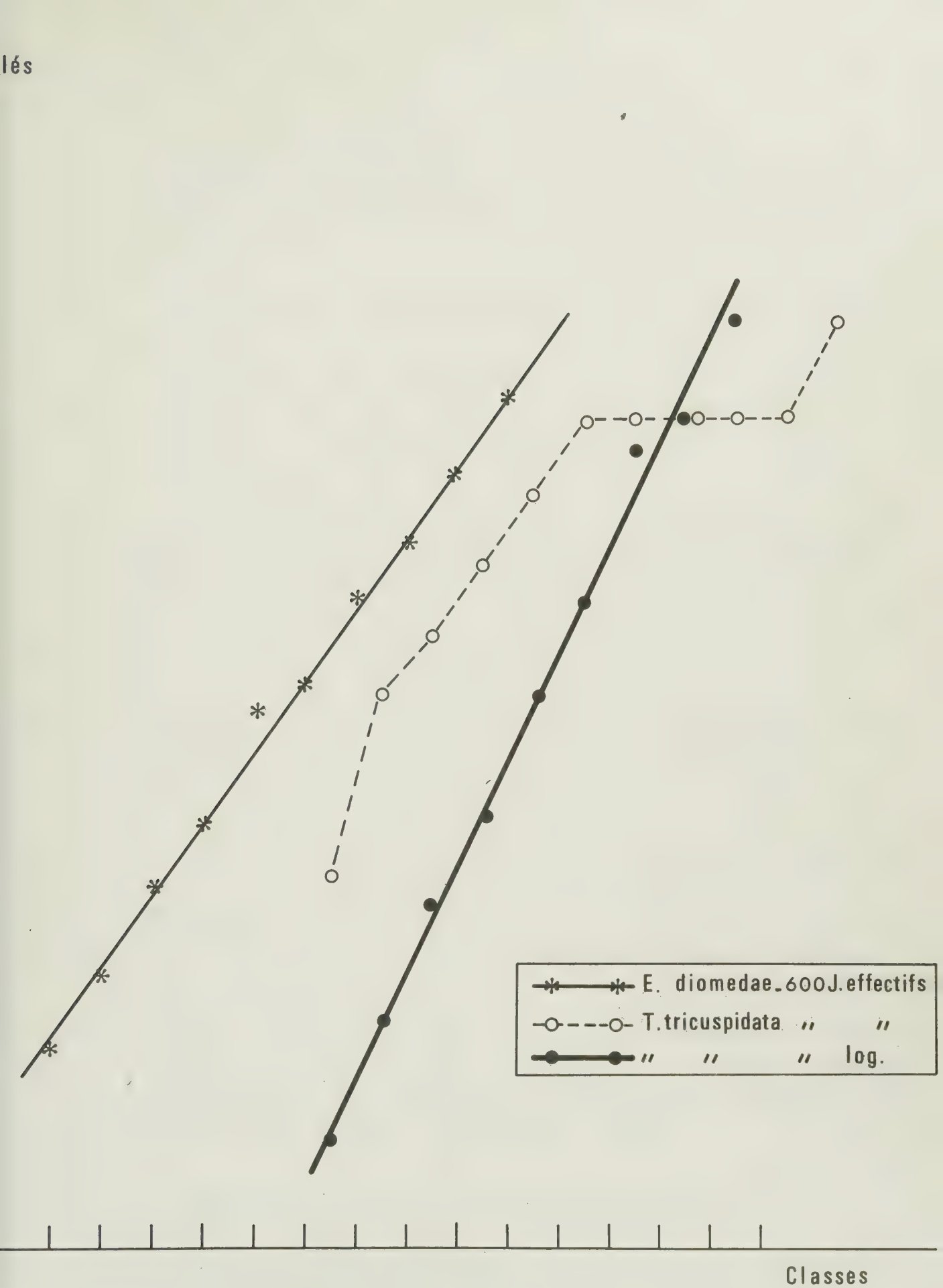


Fig.30_

Test graphique de normalité (échelle Probit)

- si la transformation Probit laisse subsister un doute sur la qualité de la normalisation, vérifier celle-ci en calculant le X^2 entre la série supposée normalisée et les ordonnées de la courbe normale de même moyenne et de même variance.

[Rappelons que l'ordonnée maximale de la courbe normale théorique sera :

$$Yo = 0,39894\ N.C/S$$

avec C intervalle de classe
N nombre d'observations
S écart type

L'ordonnée de chacun des points de la courbe est égale à un certain pourcentage de Yo, indiqué par la table des ordonnées de la courbe normale en fonction de la valeur du rapport $(m - m_i)/S$.

où m = moyenne
m_i = ordonnée du point i]

On peut vérifier la parfaite normalité de la courbe calculée en constatant qu'elle se traduit bien par une droite en ordonnées Probit.

Dans le cas de notre exemple, on obtient :

$$X^2 = 2,05$$

La table du X^2 indiquant une limite de 11,07 au seuil 5 % pour 5 d.d.l. (6 classes), nous pouvons conclure que la distribution des effectifs de T. tricuspidata dans les traits 0-600m de nuit est sensiblement log normale, et que les tests statistiques pourront être appliqués à leurs logarithmes.

Nous avons signalé que, dans le cas de petits échantillons, le test Probit pouvait avantageusement être remplacé par un test Rankit. La figure 31 représente la vérification, par ce procédé, de la normalité de la distribution des logarithmes des effectifs totaux d'Euphausiacés récoltés au cours de 23 stations dans la région B (groupés en 6 classes).

2. Comparaison des moyennes et analyse de la variance

En dépit de l'extrême prudence qui doit présider à l'application de tests, mêmes simples et de portée modeste, à des séries aussi aberrantes statistiquement que les effectifs des récoltes d'organismes planctoniques,

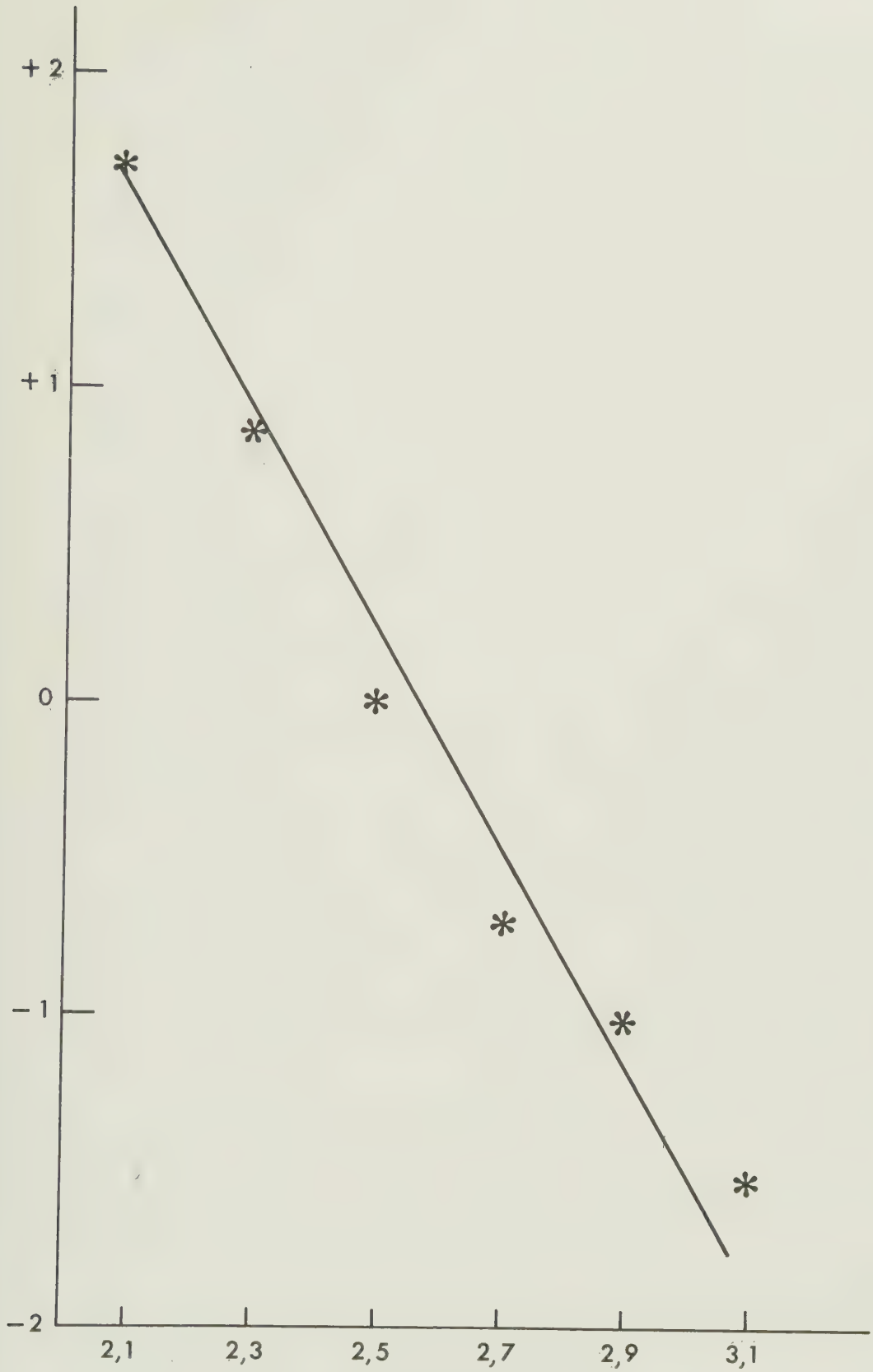


Fig.31 –

Test de normalité (Rankit)

il est certain qu'on doit rechercher la signification, par ces techniques, d'un certain nombre de résultats. Nous trouverons par exemple (cf. tableau 8) que le nombre moyen d'Euphausiacés capturés par station dans les régions A à E sera respectivement de 710-450-1 032-115-5 446 ou bien encore que les nombres d'Euphausiacés récoltés à 20h - 00h - 04h au cours de "Caride" I s'élèvent respectivement à 1 334 - 1 213 - 1 163 en moyenne par station.

Ces différences sont-elles significatives ? Seule une analyse statistique permettra d'y répondre.

Avant de tester ces séries, il est nécessaire de s'assurer, selon les procédés exposés dans le paragraphe précédent, que les distributions dont proviennent les moyennes sont sensiblement normales, de les normaliser s'il y a lieu, et de vérifier que leurs variances ne sont pas significativement différentes. Il se présente en outre une difficulté supplémentaire, provenant du fait que les distributions qui doivent être comparées entre elles seront obligatoirement soumises à la même transformation normalisante. Il paraît en effet difficile d'appliquer, par exemple, une transformation log aux effectifs de "Cyclone" II et une transformation $\sqrt{\ }$ à ceux de "Cyclone" III, dans l'optique de la recherche d'une éventuelle variation saisonnière. On devra donc ici, non seulement normaliser, ou du moins rapprocher de la normalité, chaque distribution, mais encore trouver un procédé qui convienne à l'ensemble des distributions à comparer entre elles.

Toujours à titre d'exemple, nous indiquons brièvement de quelle manière peuvent être abordés ces problèmes :

2.1. Nombres moyens d'individus capturés par station dans les régions A à E

Les richesses des 5 zones (710-450-1 032-115-5 446) sont-elles significativement différentes ?

- s'étant assuré (test Probit) de la non normalité des distributions, on recherche une transformation normalisante
- on constate que la transformation $y = \log x$ normalise approximativement 4 des distributions (fig. 32). Toutefois, la normalisation douteuse de la série de la zone C devra être testée par un X^2.

On trouve $X^2 = 13{,}93$ pour une limite de 16,9 au seuil 5 % .

La normalisation est donc acceptable.

Nous obtenons :

Fig.32 _

Test de normalité _ Echelle Probit _ Log. des effectifs _

Région	A	B	C	D	E
nombre d'observations n	89	23	125	58	16
moyenne m_{log}	2,75	2,54	2,93	1,97	3,55
variance S^2_{log}	0,064	0,080	0,068	0,106	0,201

- choix du test : la comparaison des couples de moyennes apparaît plus intéressante qu'une comparaison globale : en effet, l'évidence géographique indique que les régions A et E par exemple, n'ont pas de relations directes entre elles, et que la différence significative qu'il serait intéressant d'établir à l'intérieur de ce couple risquerait d'être masquée, dans une comparaison globale, par la présence de la région "intermédiaire" C.

De même, la différence considérable entre la région D (moyenne 115) et la région E (moyenne 5 446) est suffisamment flagrante pour que le support statistique ne soit pas nécessaire, et de plus, sa présence viendrait fausser le résultat d'un test global. Par contre, il est beaucoup plus intéressant d'établir si, dans le Pacifique ouest, la zone équatoriale A (moyenne 710) est significativement plus riche que la zone tropicale B (moyenne 450) par exemple. Nous comparerons donc les couples suivants qui nous paraissent comporter une signification réelle :

A-C / A-E / A-B / B-D / D-C / C-E

Le test $F = S^2_A / S^2_B$ (où S^2_A représente la plus forte variance) nous permettra de vérifier que les variances ne diffèrent pas significativement au seuil 5 % si $F < Fs$ donné dans la table "point 2,5 %" pour les valeurs $(n_A - 1)$ et $(n_B - 1)$:

	A-C	A-E	A-B	B-D	D-C	C-E
$F = \frac{S^2_A}{S^2_B}$	1,05	3,14	1,25	1,34	1,56	2,96
$n_A - 1$	124	15	22	57	57	15
$n_B - 1$	88	88	88	22	124	124
F_S	1,50	2,0	1,85	2,14	1,56	1,93

On constate que les deux couples qui incluent la région E ne remplissent pas la condition d'égalité des variances. Les moyennes ne pourront donc pas être comparées statistiquement, ce qui, en pratique, s'avère relativement peu important : en dépit d'une variabilité très forte, la région E (Pacifique équatorial est) est la seule dont la richesse se démarque assez nettement de celle des autres zones pour que son évidence n'ait pas à être étayée par une analyse statistique. Quoi qu'il en soit, nous sommes amené à comparer les couples :

$$A\text{-}C \;/\; A\text{-}B \;/\; B\text{-}D \;/\; D\text{-}C$$

Certaines des séries des couples A-B et B-D comportant moins de 30 mesures, on devra utiliser le test t :

$$t = \frac{m_A - m_B}{\sqrt{\frac{S^2}{n_A} + \frac{S^2}{n_B}}}$$

où S^2 est la variance commune aux deux séries, estimée selon la formule

$$S^2 = \frac{\leqslant (x-m_A)^2 + \leqslant (x-m_B)^2}{n_A + n_B - 2}$$

Pour les couples A-C et D-C au contraire, toutes les séries comportent plus de 30 mesures, et l'on pourra employer l'écart réduit :

$$\mathcal{E} = \frac{m_A - m_B}{\sqrt{\frac{S_A^2}{n_A} + \frac{S_B^2}{n_B}}}$$

On constate dans le tableau ci-après, que tous les couples sont constitués de moyennes significativement différentes, bien au-delà, d'ailleurs, de la probabilité 5 %. En dépit du fait que nous avons travaillé non sur les effectifs réels mais sur leurs logarithmes, toutes les distributions ayant subi la même transformation, il nous paraît légitime de penser que leurs moyennes réelles sont significativement différentes au risque 5 %.

	A-C	A-B	B-D	D-C
$S^2 = \frac{\sum (x-m_A)^2 + \sum (x-m_B)^2}{n_A + n_B - 2}$	-	0,068	0,102	-
$t = \frac{m_A - m_B}{\sqrt{\frac{S^2}{n_A} + \frac{S^2}{n_B}}}$	-	3,44	7,12	-
limite $t_{n_A + n_B - 2}$ (à 5 %)	-	1,96	1,96	-
$\mathcal{C} = \frac{m_A - m_B}{\sqrt{\frac{S_A^2}{n_A} + \frac{S_B^2}{n_B}}}$ (limite à 5 % : 1,96)	5,29	-	-	19,20

2.2. Peut-on admettre que les captures d'Euphausiacés effectuées de nuit aux heures moyennes respectives de 20h, 00h, 04h au cours de la croisière "Caride" I (respectivement : 1 334, 1 213, 1 163) sont directement comparables entre elles, ou bien est-il nécessaire de les affecter d'un coefficient de correction pour tenir compte de l'heure de la prise ?

- on constate (fig. 33) que la distribution des effectifs dans les trois séries suivent sensiblement une loi normale. Nous pouvons donc travailler directement sur les effectifs réels.
- on vérifie que les variances sont inférieures à la limite F = 2,5. On a :

$$\frac{F\ 00h}{F\ 20h} = 1,06 \qquad \frac{F\ 04h}{F\ 00h} = 1,44 \qquad \frac{F\ 04h}{F\ 20h} = 1,53$$

Les distributions étant à peu près normales et les variances assez voisines, nous pouvons comparer les moyennes.

- choix du test : devant établir si les moyennes diffèrent significativement dans leur ensemble, on utilisera le test F :

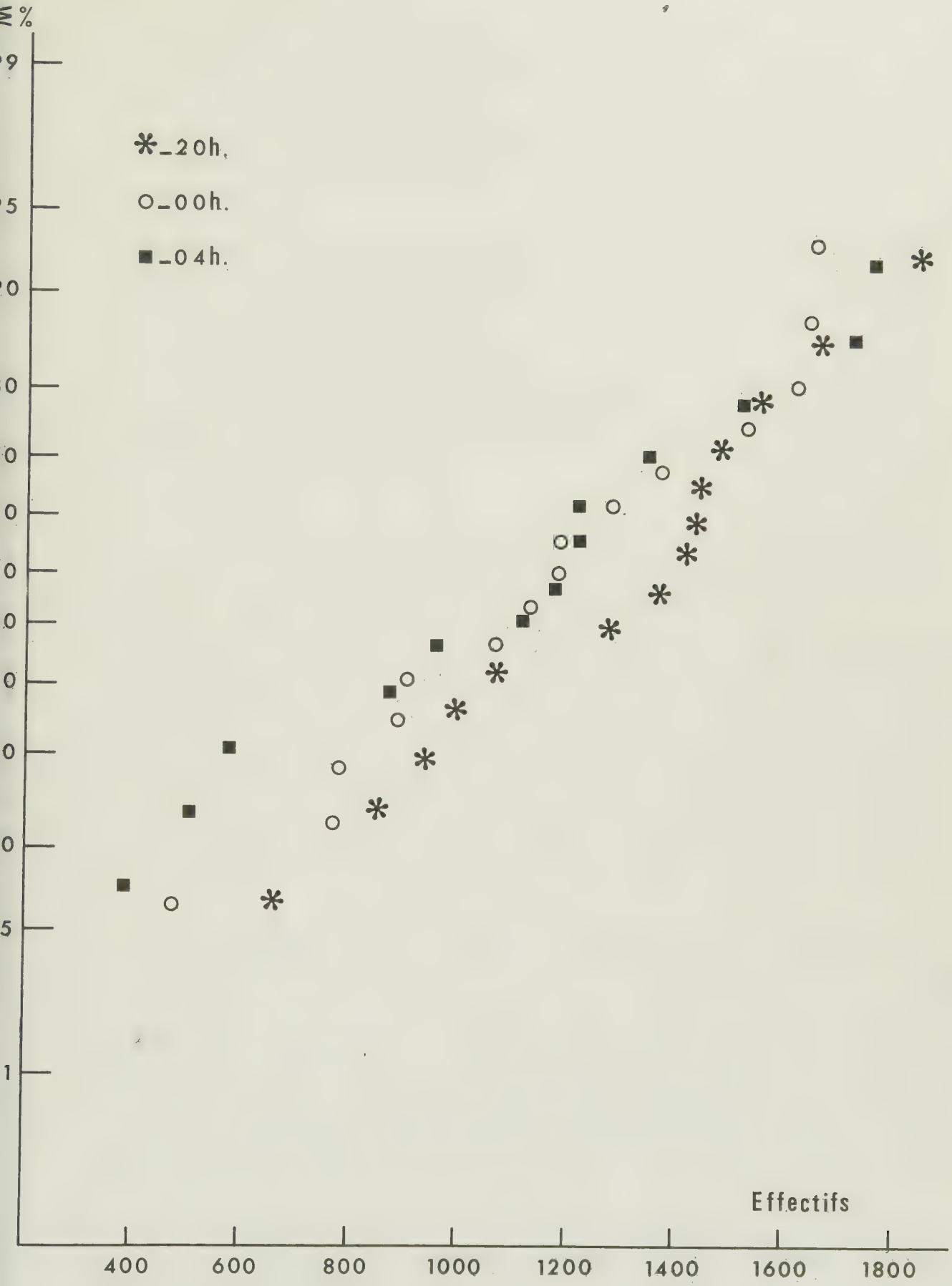


Fig. 33 _

Test de normalité _ Echelle Probit _ Effectifs recoltés à 20^h _ 00^h _ 04^h

$$F = \frac{\dfrac{\sum (T_i^2 / n_i) - T_G/N}{C - 1}}{\dfrac{\sum x^2 - (T_i^2/n_i)}{N - C}}$$

avec n_i = nombre de stations de la série i

$N = \sum n_i$ = nombre total de stations

Ti = total des effectifs de la série i

$TG = \sum T_i$ = total général des effectifs

$\sum x^2$ = somme des carrésdes effectifs

C = nombre de séries.

Les moyennes diffèreront significativement dans leur ensemble au risque 5 % si F dépasse la valeur F_{N-C}^{C-1} lue dans la table de F "point 5 %" pour les degrés de liberté (C-1) et (N-C).
En appliquant la formule, on trouve F # 0.001. Cette valeur est extrêmement faible (la table F point 1 % donne une valeur limite de F = 5,10 pour les degrés de liberté 2 et 42), ce qui signifie que la variance de série à série est négligeable en regard de la variance à l'intérieur de l'une quelconque des séries. Nous pouvons donc conclure avec beaucoup de sécurité que les captures (nombres totaux) effectuées à 20h, 00h, 04h au cours de la croisière "Caride" I ne diffèrent pas significativement entre elles.

3. Comparaison de distributions non normales. L'arsenal statistique demeure extrêmement pauvre en ce domaine, de sorte qu'on est le plus souvent conduit à utiliser la voie laborieuse de la normalisation, exposée précédemment, pour avoir accès aux tests classiques. Nous citerons néanmoins, en dépit de son intérêt limité, un des rares tests applicables à des distributions non normales. Il s'agit du test de rang de Wilcoxon, destiné à comparer deux distributions entre elles, mais qui ne renseigne aucunement sur leurs moyennes.

Le test consiste à classer l'ensemble des mesures des deux séries par ordre soit croissant, soit décroissant, de manière à ce que le total de rang le plus faible soit obtenu pour la série la plus courte si les séries sont de longueur inégale. Lorsque deux mesures comportent le même effectif, on

leur attribue la moyenne de leurs rangs.Seul le total de rang le plus faible est pris en considération. S'il est inférieur à la valeur lue dans la table de Wilcoxon pour le nombre de valeurs correspondant aux deux distributions, la différence de celles-ci est significative au seuil indiqué.

Exemple d'application :

soit à comparer les distributions de T. tricuspidata dans les stations équatoriales (0-3°S) de "Cyclone" II et III.

Effectifs C II	classement	(rang)	Effectifs C III
20	4	7,5	26
22	5	17	54
26	7,5	15,5	52
28	10	13,5	41
18	3	11	37
152	23	18	68
52	15,5	9	27
75	19	12	39
41	13,5	1	13
89	21	2	14
88	20	6	25
100	22		
$N_2 = 12$			$N_1 = 11$
Total de rang	163,5	112,5	

On entre dans la table de Wilcoxon avec $N_1 = 11$ et $N_2 = 12$ pour le seuil 5 % et on trouve : 99,8. Notre valeur de 112,5 étant supérieure, les deux distributions ne sont pas significativement différentes au seuil 5 %. On voit que les moyennes, respectivement de 59 et 36, n'entrent absolument pas en ligne de compte.

4. Remarques sur la mesure de l'hétérogénéité des répartitions :

Ce point sera repris de façon plus détaillée au cours du paragraphe "Caractéristiques des distributions". Il est cependant nécessaire d'évoquer le

problème dès maintenant, pour signaler la nécessité d'utiliser, dans le cas des études sur la variabilité des récoltes d'animaux planctoniques, une méthode de mesure de l'hétérogénéité qui ne dépende pas de l'effectif. En effet, on constate d'une manière générale que la variance S^2 croît avec la moyenne m. En conséquence, les coefficients de surdispersion $C = S^2/m$ et de variation $V = S/m$ qui font intervenir au carré les écarts à la moyenne, atteignent, dès qu'il a surdispersion ($S^2 > m$) des valeurs d'autant plus fortes que m est grand. Au contraire, le coefficient de dispersion

$$a = \frac{S^2 - m}{m^2}$$

sensiblement indépendant de m, apporte beaucoup plus d'informations dans ce cas, en permettant non seulement de dire s'il y a ou non surdispersion, mais encore d'évaluer son intensité.

—

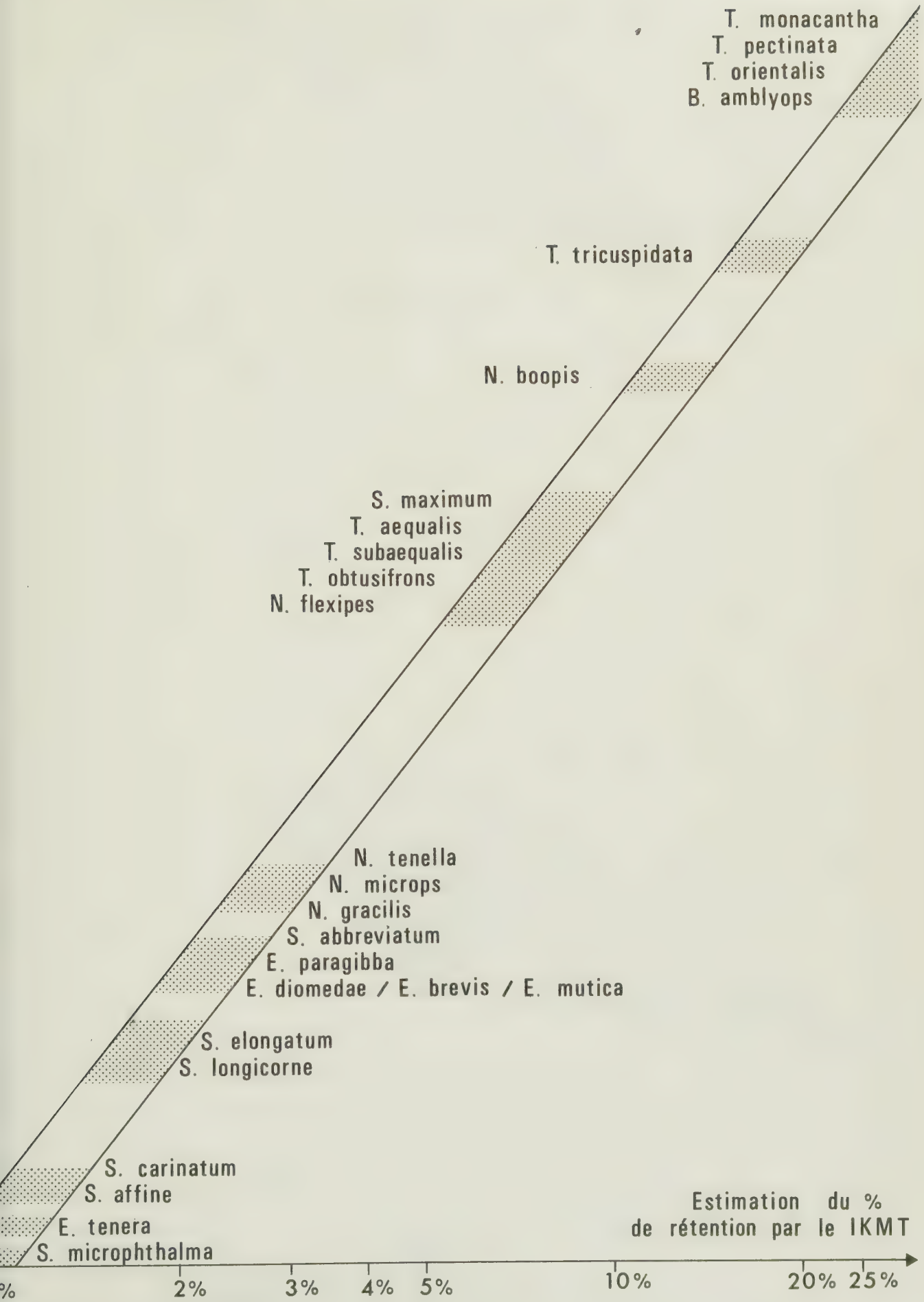
B) Les différentes espèces en présence

Nous mentionnons ci-dessous les 34 espèces rencontrées dans l'ensemble des récoltes dépouillées. Quelques mots seulement les situeront par rapport à cette étude : d'excellents ouvrages (voir en particulier BODEN, JOHNSON et BRINTON 1955) donnent pour chacune d'elles une description complète, qu'il paraît tout à fait inutile de reprendre ici. Nous nous attacherons seulement à préciser l'importance de chaque espèce dans nos récoltes, à indiquer les grandes lignes de sa distribution, et à mentionner les caractéristiques qui peuvent influer sur sa représentativité dans nos données. En particulier, il est extrêmement important d'avoir une idée de sa taille moyenne pour évaluer de quelle manière elle a été échantillonnée : nous avons vu que le pourcentage d'animaux retenus par le filet varie de quelque 0,65 % pour les groupes de tailles 0,7/1,2 à 100 % (théorique) pour le groupe 3,5. Le tableau 6 indique la composition en tailles de chaque espèce, ainsi que l'indice de taille moyenne qui en est déduit selon le principe exposé précédemment; la fig. 34 situe chacune d'elles en fonction de sa taille, avec indication du pourcentage moyen retenu par le filet. Il convient de noter que ces données ne sont qu'indicatives, puisqu'aussi bien la taille des organismes d'une même espèce peut varier légèrement d'une croisière à l'autre. La distribution en tailles calculée ici ressort de l'examen de l'ensemble des récoltes des croisières "Cyclone", sauf pour N. flexipes dont les effectifs utilisés ont été ceux de la croisière "Caride"I. Les espèces étroitement apparentées et de taille identique ont été groupées (T. orientalis, T. monacantha, T. pectinata / T. obtusifrons, T. aequalis, T. subaequalis / E. diomedae, E. brevis, E. mutica / N. tenella, N. microps, N. gracilis).

Six genres seulement sont présents, puisqu'aucun spécimen de Nyctiphanes, Meganyctiphanes, Thysanoessa, Tessarabrachion ni Pseudeuphausia n'occupe la zone couverte par nos recherches. Par ordre d'importance décroissant, les quelques 400 000 individus déterminés se répartissent de la manière suivante : (cf. fig. 35).

- le genre Euphausia, avec ses 261 000 représentants, vient très largement en tête (64 % du total en nombre); parmi ses 9 espèces, E. diomedae pour l'ouest et E. eximia pour l'est prédominent très fortement. Il faut noter de plus que la taille restreinte de certains des animaux les plus abondants (E. diomedae, E. tenera) conduit à les sous-estimer assez sérieusement dans

ndice de
aille moyenne



. Indices de taille moyenne des espèces, et % capturés par le IKMT.

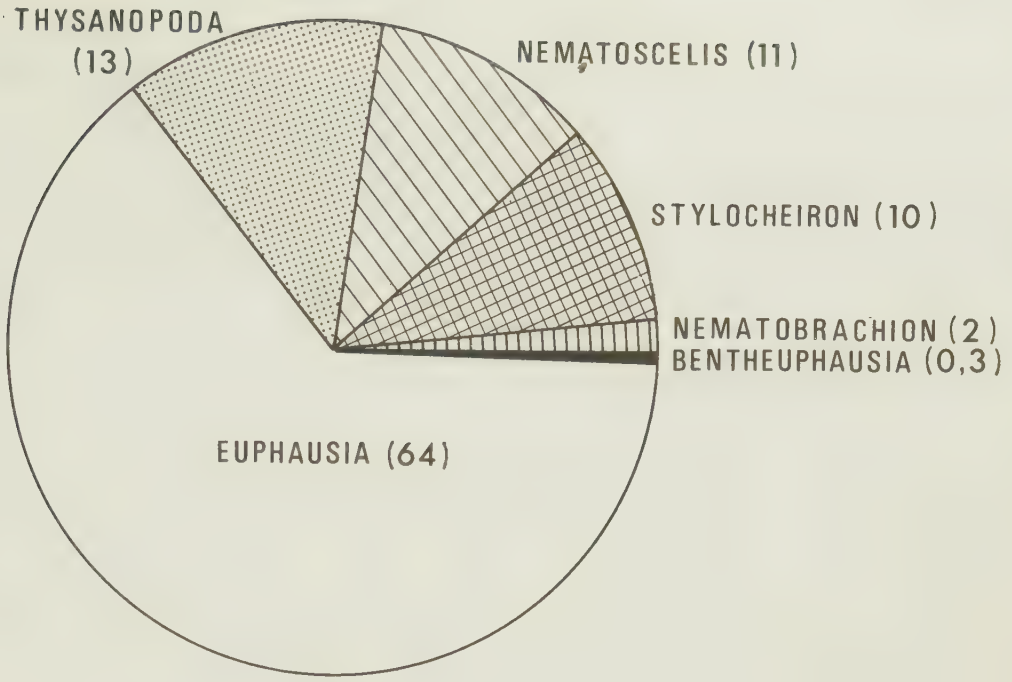


Fig. 35 -

COMPOSITION DES RÉCOLTES (%)

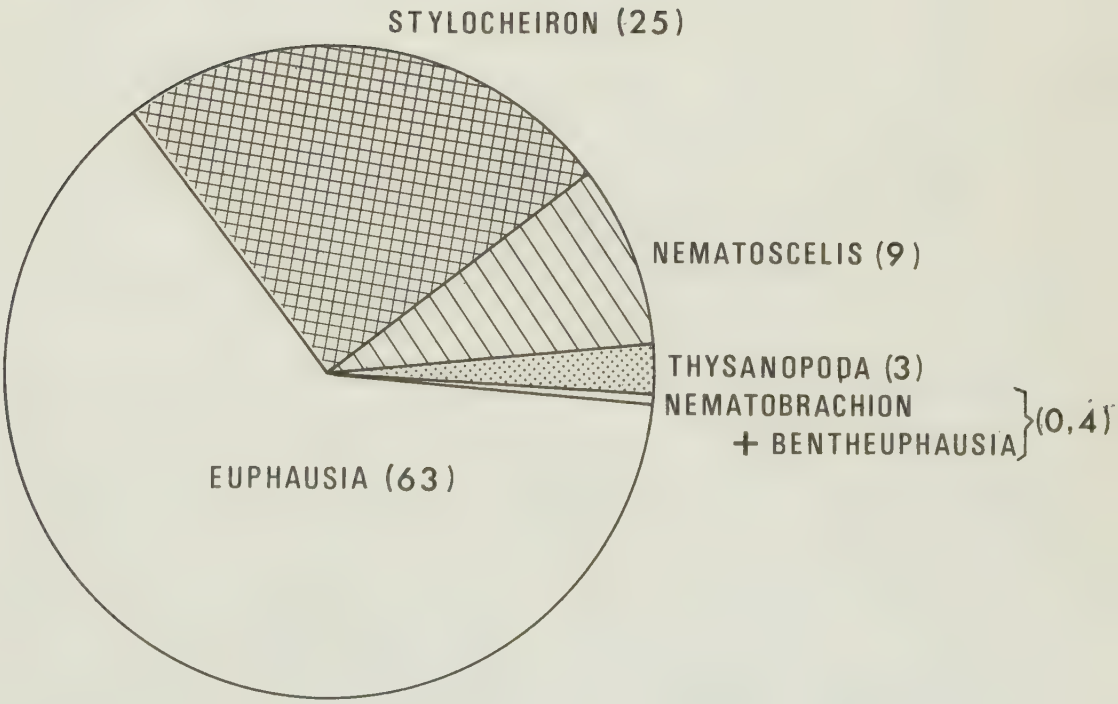


Fig. 36 -

ESTIMATION DE LA POPULATION RÉELLE (%)

TABLEAU 6 - Distribution en tailles des différentes espèces et indices de taille moyenne.

G.T. / Sp.	0,7	0,9	1,2	1,6	2,0	2,5	3,0	3,5	Indice de taille moyenne
T. tricuspidata	1%	2%	3%	9%	32%	41%	12%	1%	226
T. orientalis T. monacantha T. pectinata	1%	1%	3%	9%	15%	17%	30%	25%	269
T. aequalis T. obtusifrons T. subaequalis	1%	4%	10%	31%	42%	11%	1%		180
S. carinatum	50%	50%							80
S. abbreviatum	3%	20%	60%	17%					120
S. maximum		6%	16%	24%	32%	14%	6%	2%	187
S. elongatum	4%	67%	29%						98
S. affine	60%	40%							78
S. longicorne	18%	50%	27%	5%					98
S. microphthalma	100%								70
E. diomedae E. brevis E. mutica	7%	29%	41%	21%	2%				118
E. paragibba	3%	19%	60%	18%					120
E. tenera	80%	20%							74
N. tenella N. microps N. gracilis	1%	15%	45%	34%	5%	1%			135
N. flexipes		4%	15%	40%	20%	18%	3%		172
N. boopis	1%	3%	10%	19%	30%	25%	11%	2%	208
B. amblyops		1%	4%	12%	17%	20%	31%	15%	254

nos récoltes, de sorte que l'importance réelle de ce genre est très probablement plus grande encore qu'il n'apparaît ici.

- le genre Thysanopoda vient, dans nos récoltes, en seconde position avec 53 000 organismes (13 %). Toutefois, la grande taille de la majorité de ses représentants, ainsi que leur habitat profond, ont incontestablement conduit à un excellent échantillonnage de ce genre, qui n'occupe sans doute numériquement dans la réalité que la 4ème place, après Euphausia, Stylocheiron, et Nematoscelis. Parmi ses 10 espèces, T. tricuspidata et T. aequalis sont les plus fréquentes.

Cette comparaison permet de mettre en évidence le rôle fondamental de l'échantillonnage et des artefacts particuliers qu'introduit chaque technique d'étude. Cette notion de première importance devra être gardée en mémoire au cours de la lecture de toute la partie "quantitative" de ce travail.

Le nombre total de spécimens récoltés indiqué pour chaque espèce, sera en fait très légèrement différent du nombre réel : ces derniers ont été corrigés pour les Croisières "Alizé" et "Atoll" pour tenir compte de l'engin de capture, tandis que les stations de "Cyclone" I, qui répondaient à un programme particulier, n'ont pas été prises en considération. Les nombres cités donnent toutefois une très suffisante approximation de la place de chaque espèce dans nos récoltes, ces nombres étant schématisés dans la figure 37.

1. Thysanopoda cristata G.O. Sars. Espèce bathypélagique de taille exceptionnelle. Bien que BODEN, JOHNSON et BRINTON (1955) lui assignent une longueur totale maximum de 48mm, des individus de dimensions encore plus élevées, atteignant 59,5mm de la pointe du rostre à l'extrémité du telson ont été trouvés dans nos récoltes (ROGER 1968 b). Ces mesures la placent quelque peu en dehors de l'échelle des groupes de tailles utilisés pour les autres espèces puisque seuls les jeunes se situent dans cette gamme. Aussi bien avons-nous classé les spécimens adultes dans une échelle spéciale, comportant les groupes de taille 3,5 / 5,0 et 6,0. En raison de son habitat profond, les effectifs seront sous-estimés dans tous les traits n'atteignant pas 600m de nuit ou 900-1 000m de jour. En dépit de cette limitation, 626 individus ont été récoltés pendant les croisières du Coriolis, et ce nombre permet de bien situer l'importance de notre matériel par rapport à celui qui était jusqu'ici disponible : BRINTON (1962 b), décrivant la distribution de l'espèce dans le Pacifique, et se basant sur les collections de la Scripps Institution of Oceanography, ne dispose que de 68 spécimens dont seulement 20 adultes. Malgré son caractère bathypélagique, qui laisserait supposer une aire très vaste de répartition, cette espèce ne se rencontre pas dans le Pacifique est (Zone E) : la capture la plus à l'est a été effectuée à 143°09W au cours de la croisière "Caride" I.

2. Thysanopoda tricuspidata Milne-Edwards. Cette espèce, l'une des plus abondantes de nos échantillons, est constamment présente en nombre relativement élevés sauf dans la zone E où elle peut être notée comme rare. Révélant

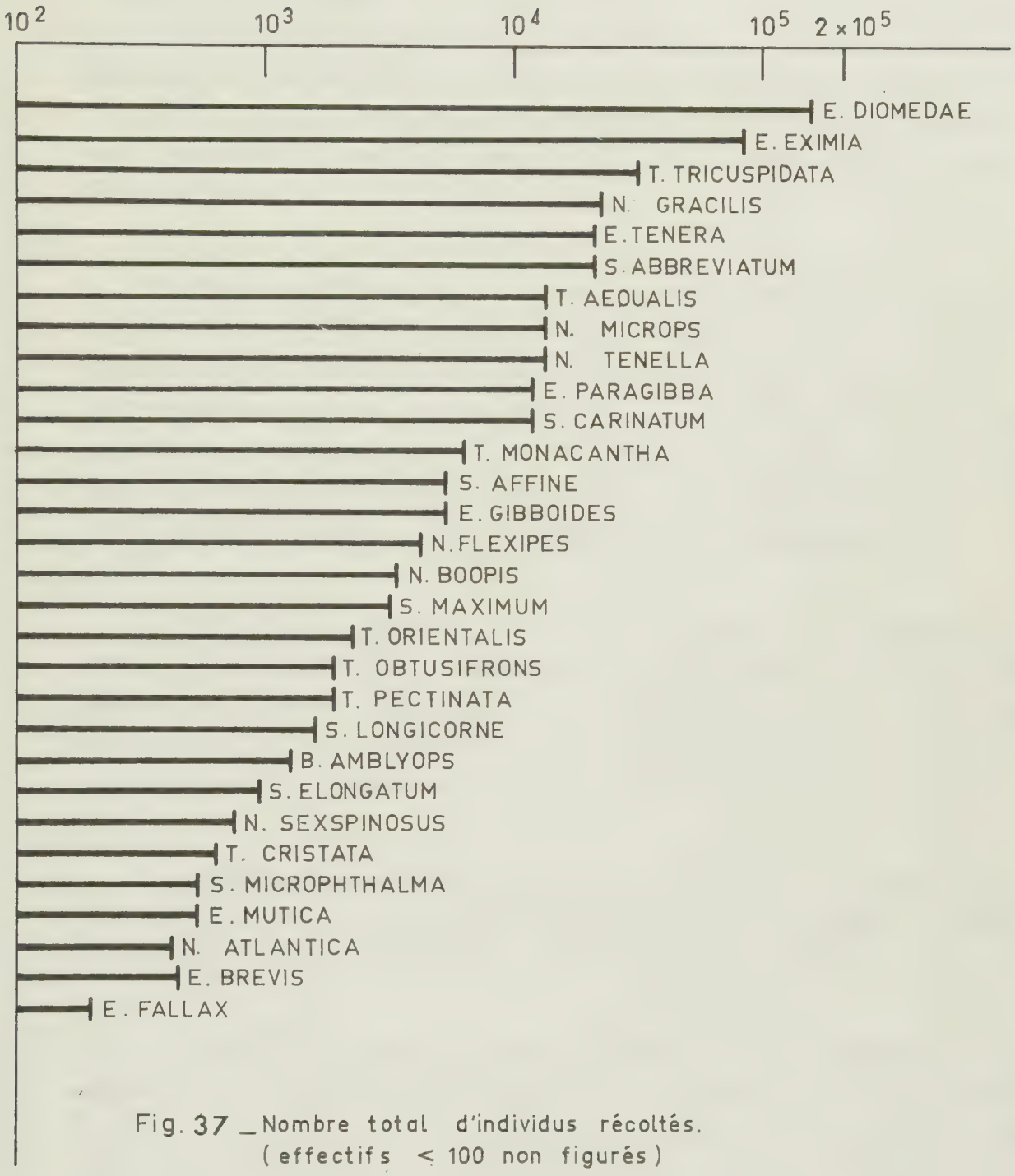


Fig. 37 _ Nombre total d'individus récoltés.
(effectifs < 100 non figurés)

une distribution très hétérogène, elle peut se rencontrer sporadiquement en grandes concentrations (HANSEN 1916). Sa taille importante (adultes de 20 à 30mm) la place exactement dans la gamme de l'efficacité maximum de l'engin de récolte utilisé (indice de taille moyenne : 226). Nos récoltes en comprennent environ 28 000 représentants (moyenne générale : 70 par station). Bien que BODEN, JOHNSON et BRINTON (1955) la considèrent comme "essentiellement équatoriale", nous remettrons cette appréciation en cause au cours du chapitre Ecologie.

3. Thysanopoda orientalis Hansen. Les adultes peuvent atteindre près de 40mm (indice de taille moyenne : 209), de sorte que le IKMT convient parfaitement à un échantillonnage convenable de cette espèce assez rare : 2 000 spécimens environ ont été capturés, correspondant à une moyenne générale de 5 par station. La distribution est assez régulière, bien que T. orientalis soit moins fréquent dans les zones D et E. BRINTON (1962 b) le considère comme étroitement apparenté avec T. monacantha et T. pectinata.

4. Thysanopoda monacantha Ortmann. Très voisine de la précédente, cette espèce est elle aussi bien représentée dans notre matériel avec 6 000 individus environ (moyenne générale 15 par station); on la rencontre sur toute l'étendue de la zone prospectée, avec une densité particulièrement élevée dans le Pacifique équatorial central et ouest (zones A et C).

5. Thysanopoda pectinata Ortmann. Très proche des deux précédentes espèces, T. pectinata apparaît légèrement moins abondant dans nos récoltes : 1 660 organismes,soit une moyenne générale de 4 par station.

6. Thysanopoda aequalis Hansen, constitue l'une des espèces les plus fréquentes et les plus constamment rencontrées dans nos récoltes, puisque plus de 12 000 spécimens ont été déterminés (pour donner une fois de plus l'échelle de notre matériel, signalons que les cartes de BRINTON (1962 b) pour tout le Pacifique sont établies avec 614 individus). La moyenne générale ressort à 31 par station, tandis que la taille de l'espèce permet de supposer un échantillonnage convenable, bien que légèrement sous-estimé, par le IKMT (indice de taille moyenne 180).

7. Thysanopoda subaequalis Boden. Cette espèce n'a été que très récemment séparée de la précédente par BODEN et BRINTON (1957). Leur morphologie est en effet pratiquement identique, la seule différence sensible portant sur la modification, chez T. subaequalis ♂ du propodite de la 3ème paire de pattes thoraciques, transformé en fouet. Bien que certains autres caractères permettent théoriquement, selon BODEN et BRINTON (1957), de distinguer les deux espèces, en particulier la forme du rostre, ces critères se sont avérés très aléatoires dans la pratique. Aussi, seuls les mâles adultes ont été comptés séparément, les jeunes et les femelles n'étant pas distingués de ceux de T. aequalis.

L'ambiguité ainsi introduite ne fausse cependant pas les estimations de T. aequalis, T. subaequalis ne se rencontrant que dans la zone B avec une limite nord à 08°38 S, et, de plus, en très petits nombres puisque seuls 54 mâles ont été récoltés. L'espèce est totalement absente, aussi bien dans la zone D (Pacifique tropical central sud) que dans tout le Pacifique équatorial (zones A, C, E); sa présence au sud de la zone B (15–20° S sur 170° E) étend sa distribution par rapport aux données de BRINTON (1962 b).

8. Thysanopoda obtusifrons G.O. Sars, fait également partie du groupe T. aequalis / T. subaequalis, dont la morphologie et la taille sont très voisines. T. obtusifrons est une espèce antiéquatoriale, que BRINTON (1962 b) considère comme totalement absente de 5°N à 5°S. En fait, il semble qu'une communication entre les communautés de l'hémisphère nord et de l'hémisphère sud soit possible au niveau du Pacifique équatorial ouest, puisque des spécimens ont été récoltés sur l'équateur au cours des croisières "Bora" II et IV (170° E). Aucun individu n'ayant été capturé plus à l'est sur l'équateur, on peut penser que les répartition nord et sud de l'espèce sont inclinées respectivement selon des axes NE-SW et SE-NW, et qu'elles se rejoignent sur l'équateur à l'extrémité ouest du Pacifique.

9. Thysanopoda egregia Hansen constitue, avec T. cornuta Illig et T. spinicaudata Brinton, le groupe des Euphausiacés bathypélagiques géants. Les adultes atteignent environ 70mm, et leur habitat ne s'étend guère au-dessus de 1 000 mètres. Trente trois individus ont été capturés pour l'ensemble des croisières; leur nature bathypélagique justifie une très large aire de présence.

10. Thysanopoda cornuta Illig est selon toute vraisemblance encore plus profond que T. egregia : distribué tout aussi largement, il n'a été rencontré qu'à 3 exemplaires, ce qui suppose, soit une très grande rareté, soit plus probablement que les adultes ne montent qu'exceptionnellement au-dessus de 1 200m.

11. Stylocheiron carinatum G.O. Sars est l'une des espèces dont les effectifs seront le plus sous-estimés dans des récoltes obtenues à l'aide d'un IKMT : son indice de taille moyenne est en effet de 80, ce qui représente en gros une majorité d'individus de 8mm de long et de 0,8mm de diamètre thoracique. Très largement distribuée dans tout le Pacifique de 40° N à 40° S, elle est représentée dans nos récoltes par moins de 11 000 individus (moyenne générale 26 par station) qui ne correspondent probablement qu'à peine à 1 % de la population réelle.

12. Stylocheiron abbreviatum G.O. Sars est l'une des quatre espèces qui présentent des phénomènes d'essaims très marqués (cf. infra.), ce fait rendant sujette à caution l'interprétation quantitative des données : il est troublant de constater par exemple que sur les 11 000 spécimens capturés au total pendant les 89 stations des croisières "Bora", 7 908 proviennent de la seule station 16 B de "Bora" II.

L'interprétation des moyennes est, dans ce cas, bien délicate. Plus de 18 000 individus ont été récoltés (moyenne générale 47 par station), leur indice de taille moyenne de 120 laissant supposer de plus une assez sérieuse sous-estimation.

Il faut également noter que l'identification des individus jeunes de S. abbreviatum soulève fréquemment quelques difficultés, de par leur ressemblance avec ceux de S. maximum. De plus, une espèce intermédiaire, S. robustum Brinton (1962), a été récemment reconnue, ajoutant à la difficulté d'identifier les stades juvéniles. Ce travail n'étant aucunement porté sur les recherches systématiques, S. robustum n'a pas été considérée, tandis qu'un certain pourcentage d'incertitude a été accepté pour les formes juvéniles de S. abbreviatum et de S. maximum.

13. Stylocheiron maximum Hansen est l'une des rares espèces qui se rencontrent de l'Antarctique à l'extrême nord du Pacifique, cette distribution exceptionnellement vaste étant due à un habitat profond. Une taille assez

élevée (indice de taille moyenne 187) permettant un bon pourcentage de captures par le IKMT, plus de 3 000 individus figurent dans notre matériel (moyenne générale par station : 8). Ainsi qu'il a été mentionné au sujet de l'espèce précédente, nos identifications sont douteuses en ce qui concerne les juvéniles.

14. Stylocheiron elongatum G.O. Sars n'a été prélevé qu'à 900 exemplaires au total; cet effectif relativement peu élevé traduit à la fois une rareté réelle et un pourcentage assez faible de rétention par le IKMT, l'indice de taille moyenne de l'espèce étant de 98. Un habitat profond conduit de plus à une sous-estimation pour les traits n'atteignant pas 600m. Pratiquement aucune capture n'a été réalisée à l'est de 140°W.

15. Stylocheiron affine Hansen est de taille plus réduite encore que l'espèce précédente (indice de taille moyenne : 78), de sorte que sa présence dans notre matériel à plus de 5 000 exemplaires malgré nos techniques inadaptées à la capture d'animaux de si petite taille, indique une abondance réelle importante.

16. Stylocheiron longicorne G.O. Sars n'est représenté dans nos récoltes que par 1 500 individus, sa très faible taille (indice 98) le classant parmi les espèces les moins bien échantillonnées.

17. Stylocheiron microphthalma Hansen se situe à la limite du matériel qui peut être retenu par un IKMT : les 500 spécimens capturés se trouvent dans le groupe de tailles 0,7 (d'où, par définition, un indice de taille moyenne de 70), ce qui en fait la plus petite des 34 espèces récoltées. La proportion dérisoire de la population réelle retenue par le IKMT n'autorise rien d'autre que de mentionner sa présence à titre indicatif, sans qu'il soit possible de discuter de sa répartition.

18. Euphausia gibboides Ortmann est, comme E. eximia et E. distinguenda, caractéristique du Pacifique équatorial est. Toutefois, alors que BRINTON (1962 b) lui assigne une limite extrême vers l'ouest à 132°W sur l'équateur, il a été rencontré au cours de la croisière "Alizé" jusqu'à 148°07 W (ROGER 1967 a). On peut donc estimer que cette espèce, bien que nettement limitée

au bassin est, se montre capable de survivre sporadiquement à un entraînement jusque dans le Pacifique central. La fréquence des captures demeure toutefois infiniment plus élevée dans la zone E que dans la zone C, plus de 90 % des 5 000 spécimens récoltés provenant de la partie est de la croisière "Alizé"; l'espèce n'est régulièrement présente qu'à l'est de 140° W.

19. Euphausia eximia Hansen est, comme E. gibboides, limité à l'Est du Pacifique, puisque BRINTON (1962 b) ne le signale pas au-delà de 118°W sur l'équateur; cependant, comme pour la précédente espèce, des spécimens isolés ont été rencontrés, au cours de la croisière "Alizé", jusqu'en plein Pacifique central, à 164°15 W, soit près de 2 700 miles à l'ouest de la limite jusqu'ici admise de leur distribution (ROGER 1967 a). Ces incursions demeurent cependant quantitativement négligeables; l'espèce ne devient en effet commune qu'à l'est de 135°W, pour constituer plus de 80 % de la faune des Euphausiacés à l'est de 110°W. Dans cette dernière zone, elle atteint des densités considérables : au cours de la croisière "Alizé", des traits de 5 000 mètres en IKMT 10 pieds, ont ramené jusqu'à 6 000 spécimens.

Par ailleurs, nous avons été amené à préciser un caractère de diagnose jusqu'ici erroné : selon BODEN, JOHNSON et BRINTON (1955), la protubérance interne du second segment du pédoncule antennaire est bifide; or, nombre de nos spécimens portaient une protubérance à 3 ou même 4 denticules (ROGER 1967 a) (cf. photos C et D).

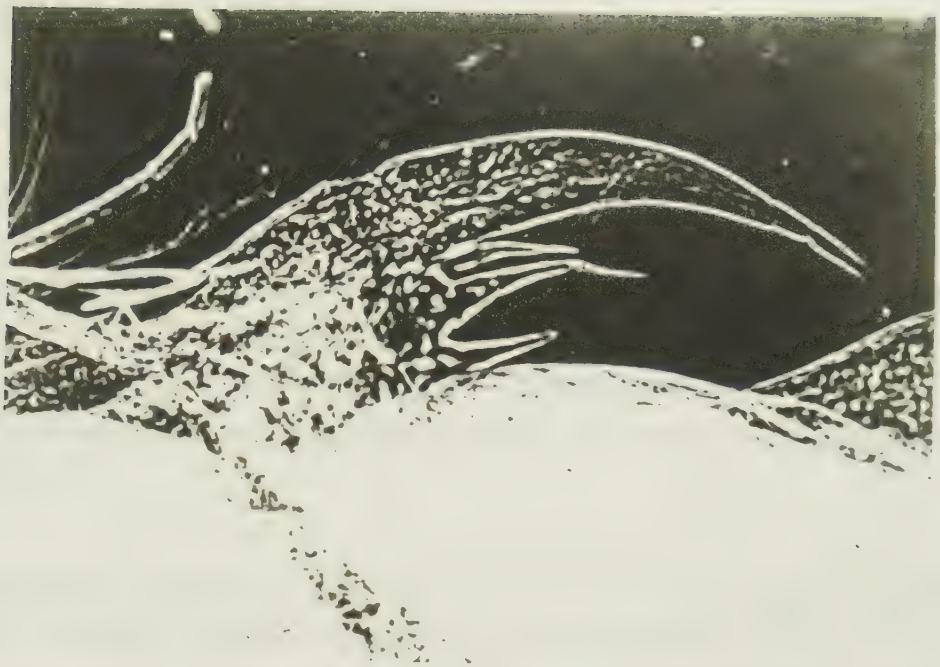
20. Euphausia diomedae Ortmann est l'espèce numériquement dominante dans tout le Pacifique équatorial et tropical, à l'exception du Pacifique équatorial est où elle est dépassée par E. eximia et le Pacifique tropical sud central (zone D) où elle est remplacée par E. brevis.

Des phénomènes d'essaims ont été notés, en particulier au cours des croisières "Bora" (zones A et B). Près de 150 000 spécimens ont été capturés (moyenne générale par station : 368), représentant 35 % de la totalité de nos récoltes. De plus, sa taille relativement réduite (indice de taille moyenne 118) conduit à une sérieuse sous-estimation de son abondance réelle par l'engin utilisé.

21. Euphausia brevis Hansen, comme E. mutica, est une espèce antiéquatoriale, qui n'est présenté dans nos échantillons que dans les régions B et D. Morphologiquement très proche de E. diomedae et de taille sensiblement

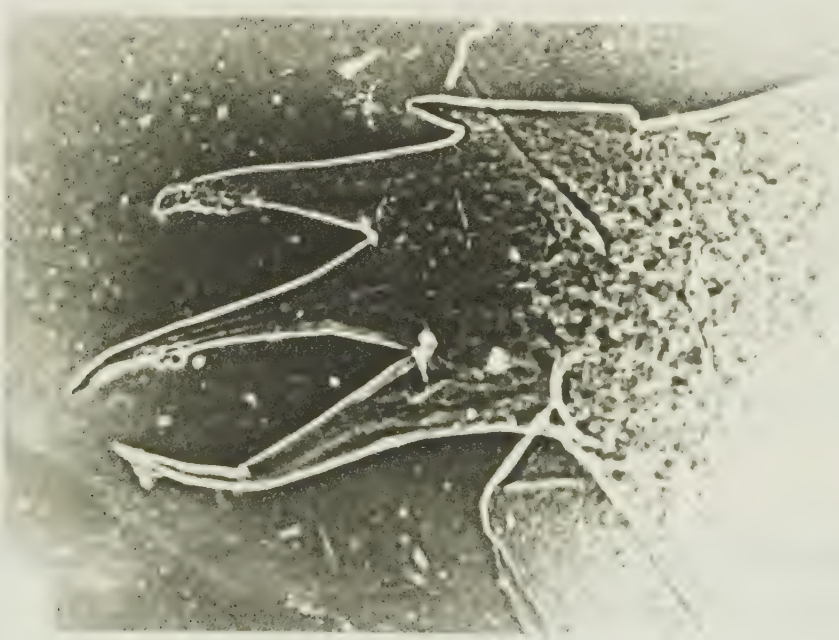
C : Euphausia eximia - protubérance interne du second segment du pédoncule antennaire à 3 denticules (au dessus, la protubérance externe à une seule pointe)

D : id. - protubérance à 4 denticules.



C.

D.



identique (indice de taille moyenne 118), il est beaucoup moins abondant que celui-ci et moins de 400 individus ont été capturés. La limite nord de l'espèce se situe vers 9°13 S (croisière "Bora"I).

22. Euphausia mutica Hansen offre le même type de distribution antiéquatoriale que l'espèce précédente, avec toutefois une tendance à être plus abondant à l'ouest qu'à l'est : alors que E. brevis domine dans la région D, E. mutica tend à s'y substituer dans la zone B d'où proviennent la quasi-totalité des quelque 500 individus récoltés (limite nord : 04°30 S). L'indice de taille moyenne est sensiblement le même que celui de E. diomedae et E. brevis (118).

23. Euphausia paragibba Hansen fait partie du "groupe gibba" (HANSEN 1910), aux trois autres espèces duquel il est sensiblement identique. En conséquence, comme pour le groupe S. maximum / S. abbreviatum et le groupe N. microps / N. gracilis, nous avons accepté un certain pourcentage d'incertitude dans les déterminations. En effet, ainsi qu'il a déjà été dit précédemment, nous avons choisi délibérément de négliger tout ce qui eût interdit l'observation massive de très nombreux spécimens : la dissection individuelle des organes mâles (qui, d'ailleurs, ne lève évidemment pas l'incertitude quant aux femelles et aux jeunes) se place dans cette catégorie d'opérations laborieuses incompatibles avec le traitement d'importants échantillons, et n'a donc pas été effectuée, bien que seul critère permettant une identification certaine.

D'autre part, E. paragibba étant la seule espèce de ce groupe présente sur l'équateur (BRINTON 1962 b), la confusion possible avec l'une ou l'autre de ses "espèces-soeurs" n'a pu de toutes façons se produire que pour les régions B ou D.

Près de 11 000 individus constituent cette catégorie (moyenne générale par station : 27); leur indice de taille moyenne est de 120.

24. Euphausia tenera Hansen est, à l'exception de S. microphthalma, la plus petite des espèces de nos récoltes puisque son indice de taille moyenne n'est que de 74. Il s'ensuit une considérable sous-estimation de son abondance réelle : BRINTON (1962 b) le considère, sur l'équateur, présent presque constamment à raison de plus de 500 individus par 1 000 m^3. Nos propres évaluations, admettant qu'à peine 1 % de la population réelle est

retenue par le IKMT (ROGER 1968 d), à partir des 20 000 spécimens effectivement capturés, conduit à une abondance du même ordre (respectivement 315 et 931 organismes par 1 000m^3 pour les zones A et C : cf. tableau 9).

25. Euphausia distinguenda Hansen offre une distribution semblable à celle de E. eximia et E. gibboides, c'est-à-dire limitée à la partie est du Pacifique équatorial. La taille de l'espèce étant de plus très réduite, du même ordre ou de peu supérieure à celle de E. tenera, 60 spécimens seulement ont été récoltés, exclusivement au cours des premières stations de la croisière "Alizé" (zone E).

26. Euphausia fallax Hansen est similaire à E. gibboides, à l'exception de l'organe copulateur mâle, mais sa distribution géographique apparaît totalement différente : E. fallax est autant limité au Pacifique ouest que E. gibboides l'est au Pacifique est (BRINTON, 1962 b). Ce caractère de distribution ayant été le seul critère retenu pour identifier les deux espèces, nos déterminations ne peuvent être utilisées, ni comme une présomption supplémentaire de la séparation de leurs biotopes, ni comme une nouvelle preuve de leur validité spécifique. Nos 180 spécimens proviennent tous de la zone B, où ils ont été rencontrés jusqu'à une limite nord de 08°28 S.

27. Nematoscelis tenella G.O. Sars a été rencontré très régulièrement au cours de toutes les croisières. Sa taille moyenne de 136 conduit à un échantillonnage relativement correct par le IKMT, et près de 12 000 spécimens ont été récoltés (moyenne générale par station : 29).

28. Nematoscelis microps G.O. Sars est représenté dans nos collections par plus de 12 000 individus (moyenne générale par station : 30), dont l'indice de taille moyenne est de 135. L'espèce est présente dans les cinq régions.

Une certaine confusion, en particulier pour les stades juvéniles, avec N. gracilis introduit une légère incertitude dans les identifications, sans que les estimations quantitatives ne soient cependant sensiblement faussées : les cas litigieux ne représentent que quelques unités pour cent des captures.

29. Nematoscelis gracilis Hansen est très proche de l'espèce précédente, tant au point de vue morphologie (confusion des formes juvéniles des deux espèces, même indice de taille moyenne : 135), qu'écologie puisque N. gracilis a également été récolté très régulièrement au cours de toutes les croisières. Plus de 21 000 spécimens (nombre moyen par station : 53) figurent dans notre matériel.

30. Nematoscelis atlantica Hansen est très difficile à distinguer de N. microps. S'agissant toutefois d'une espèce antiéquatoriale, cette éventuelle confusion n'a pu se produire qu'à l'extrême sud des zones B et D, et ne porte que sur peu d'individus puisqu'au total 400 seulement ont été reconnus. Aucun n'a été capturé au nord de 13°05 S.

31. Nematobrachion flexipes (Ortmann) Calman, est présent en nombres assez peu élevés dans toutes les régions, avec cependant une tendance très nette à une plus grande abondance dans les zones C et E. Une taille moyenne de 172 permet de considérer les quelque 4 000 spécimens récoltés (moyenne générale 10 par station) comme représentant une fraction importante de la population réelle.

32. Nematobrachion sexspinosus Hansen est à la fois plus rare que N. flexipes et beaucoup moins ubiquiste : BRINTON (1962 b) le confine, sur l'équateur, à l'ouest de 170°W, et, de fait, aucun des 700 organismes capturés ne provient des régions C et E. L'indice de taille moyenne, qui n'a pu être calculé, se situerait aux environs de 200, plaçant l'espèce parmi les plus grosses de nos récoltes.

33. Nematobrachion boopis Calman est la plus régulièrement distribuée des trois espèces du genre, en raison sans doute de son habitat profond. Plus de 3 000 spécimens ont été recueillis (moyenne générale par station : 8), dont l'indice de taille moyenne est de 208. Ces individus sont en général fragiles et un pourcentage important d'entre eux prélevés en mauvais état; ce fait ne gêne pas, néanmoins, l'identification très aisée de cette espèce, qui n'a été absente qu'à l'extrémité est du Pacifique (zone E).

34. Bentheuphausia amblyops G.O. Sars n'est considéré comme peu fréquent qu'en raison de son habitat bathypélagique rarement atteint par des prélèvements de routine. L'examen des stations profondes de nos croisières montre au contraire que l'espèce est commune dans son biotope, puisque plus de 1 200 organismes ont été capturés (indice de taille moyenne : 254).

—

C) Les grandes zones de peuplement

Bien que disposant du nombre relativement considérable de 600 prélèvements, ceux-ci se trouvent concentrés dans certaines zones, d'ailleurs très vastes, et ne couvrent pas l'ensemble du Pacifique équatorial et sud tropical : s'il n'est donc pas possible d'établir des cartes de distributions, ils permettent par contre d'étudier comparativement des régions faunistiques identifiées chacune par un grand nombre d'observations.

Ainsi qu'il a déjà été dit, nous distinguerons cinq grandes zones de peuplement, géographiquement définies au début de ce chapitre. Nous considérerons par ailleurs deux radiales particulières qui décrivent très clairement la transition entre deux ou plusieurs faunes; ce sont :
- d'une part, l'ensemble de la croisière "Alizé" qui couvre tout le Pacifique équatorial des Galapagos à la Nouvelle Guinée, c'est-à-dire qu'elle inclut les zones A, C et E.
- d'autre part, l'ensemble des croisières "Bora" (20°S à 5°N sur 170°E), comprenant les zones A et B, qui met en évidence, dans le Pacifique ouest, la transition entre la zone tropicale et la zone équatoriale.

Le matériel utilisé pour l'étude quantitative qui va être exposée provient des croisières suivantes :

Zone A : croisières "Cyclone" II, III, IV, V, VI : 89 stations 0–1 200m, à raison de six par 24 heures.

Zone B : partie sud des croisières "Bora" I, II, III, IV : 11 stations 0–350m de nuit, 5 stations 0–650m de nuit, 7 stations 0–1 200m de nuit.

Zone C : croisières "Caride" I, II, III, IV : 10 stations 0–350m de nuit, 84 stations 0–500 à 0–1 200m de nuit, 31 stations 0–500 à 0–1 200m de jour.

Zone D : croisières "Atoll" et "Brisants" : 44 stations 0–350m de nuit, 14 stations 0–800m de jour.

Zone E : partie est de la croisière "Alizé" : 16 stations 0–350m de nuit.

Ce matériel appelle quelques remarques :

- tous les traits effectués de jour à une profondeur inférieure à 500m n'ont pas été pris en considération dans ce paragraphe, car ils se situent incontestablement en dehors des couches peuplées par la grande majorité des animaux. Pour le reste, nous avons admis que, dans l'optique d'une caractérisation d'ensemble des différentes zones, il était préférable de grouper un grand nombre de prélèvements, fussent-ils quelque peu disparates. Cette option conduit toutefois à surestimer sensiblement, ainsi que nous le verrons plus loin, la richesse des zones B et E qui sont ici les seules à n'être représentées que par des stations de nuit, toujours plus riches que les traits de jour, même profonds.
- les stations 10 à 39 de la croisière "Alizé" ainsi que toutes celles de la croisière "Atoll" ayant été réalisées avec un IKMT de 5 pieds, leurs effectifs ont été multipliés par 4 pour les rendre comparables à toutes les autres collectes obtenues avec un IKMT de 10 pieds.

- Les Euphausiacés des zones A et C ont été retenus à partir d'un diamètre thoracique minimum de 0,7mm, ceux des zones B, D et E à partir d'un diamètre de 0,9mm seulement.

- Un autre point peut paraître choquant en première analyse : environ 30 000 m^3 d'eau sont filtrés au cours d'une station 0-350m, 45 000 m^3 par trait 0-650m, 70 000 m^3 pour 0-900m et enfin 85 000 m^3 au cours d'un prélèvement 0-1 200m. Et cependant, nous comparerons directement le nombre d'individus capturés par station, sans appliquer aucun coefficient. La raison en est schématiquement la suivante : 90 % des animaux sont rassemblés, de nuit, dans la couche 0-350m, les 30 000 m^3 filtrés dans cette couche par une station 0-350m seront donc tous "efficaces"; par contre, au cours d'une station 0-1 200m de nuit, seuls seront "efficaces" les 350 premiers mètres (donc les 30 000 premiers m^3), les suivants se situant dans une zone pratiquement déserte ou peu peuplée à cette heure, dont il serait injustifié de tenir compte; le même raisonnement vaut pour les traits 0-1 200m de jour qui parcourent "pour rien" les 400 premiers mètres etc... De sorte que, en première approximation, on peut considérer que tous les prélèvements retenus ici correspondent en gros à la filtration d'un même volume "peuplé" de l'ordre de 30 000 à 40 000 m^3.

Le "volume filtré" s'entend au sens défini au ch. II : c'est le volume d'eau qui entre par l'ouverture de 8,5 m^2 du IKMT. Les plus petites formes échappant presque en totalité aux mailles de 4mm de la partie antérieure, ne seront

retenues que dans un volume bien moindre, mais, comme il est déjà tenu compte de ce fait dans l'estimation du pourcentage des captures par le IKMT selon la taille des individus, le nombre de ceux-ci se rapporte bien en effet, quelles que soient leurs dimensions, à la totalité du volume d'eau entrant dans le Midwater Trawl.

Enfin, nous rappellerons une fois encore avant d'examiner les aspects quantitatifs des distributions qu'il s'agit ici de la faune obtenue à l'aide du IKMT, et qu'elle n'a probablement que peu de rapports, au moins sur le plan quantitatif, avec celle qu'eussent fournis un filet à plancton à mailles fines ou un "high speed sampler" à faible ouverture utilisés dans les mêmes régions.

1. Richesse comparée des différentes régions

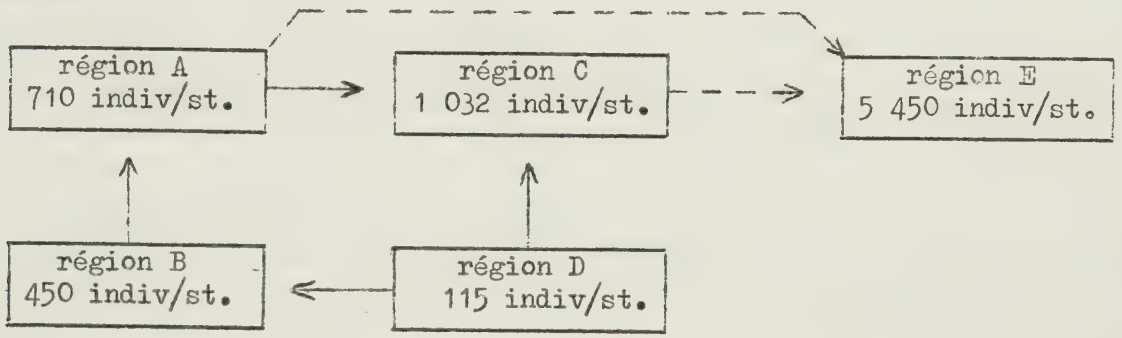
Nous obtenons les résultats suivants :

Zone A :	710	individus	par	station
Zone B :	450	"	"	"
Zone C :	1 032	"	"	"
Zone D :	115	"	"	"
Zone E :	5 450	"	"	"

On est immédiatement frappé par l'extrême pauvreté de la zone D (Pacifique central tropical sud) qui apparaît comme une région oligotrophe typique (ROGER 1968 c), contrastant avec l'abondance de la zone E. L'enrichissement est par contre flagrant dans toute la zone équatoriale, puisque, à longitude similaire, on passe de 450 à 710 individus par station dans le Pacifique ouest, et de 115 à 1 032 dans le Pacifique central. Encore doit-on rappeler que l'estimation de 450 individus par station pour la zone B est vraisemblablement surestimée, puisque, contrairement aux autres, cette région n'est représentée que par des stations de nuit, a priori plus riches.

L'accroissement des captures apparaît tout aussi sensible de l'ouest vers l'est dans le Pacifique équatorial, puisqu'on passe de 710 individus par station en zone A à 1 032 en zone C et à 5 450 en zone E. La surestimation de cette dernière région, due au fait que, comme pour la région B, seules des stations de nuit y ont été effectuées, ne fait qu'accentuer légèrement une abondance très réelle.

Nous avons montré, au cours du chapitre consacré à l'utilisation des tests statistiques, que les populations des cinq zones étaient significativement différentes, quantitativement, au seuil 5 %. Le schéma ci-dessous symbolise les variations significatives de richesse entre les différentes zones; celles qui touchent à la région E sont figurées en pointillés pour rappeler que le fait, pour être évident, n'est cependant pas soutenu par les tests.



Les régions dont le couplage n'apparaît pas logiquement fondé(A-D / D-E/ B-C / B-E)n'ont pas été comparées.

En conclusion, il ressort nettement de cet examen quantitatif global que les cinq zones considérées présentent des richesses très dissemblables. En retenant la moyenne des données, et en affectant arbitrairement le coefficient 1 à la zone la plus pauvre (zone D), on obtient, pour nos récoltes, les indices d'abondance relative suivants :

Zone D	(Pacifique tropical central sud)	- 1,0
Zone B	(Pacifique tropical sud-ouest)	- 3,9
Zone A	(Pacifique équatorial ouest)	- 6,2
Zone C	(Pacifique équatorial central)	- 9,0
Zone E	(Pacifique équatorial est)	- 47 -

2. Composition spécifique de la faune dans les différentes régions

Plus encore peut-être que pour l'estimation quantitative des peuplements, l'influence de l'engin de récolte se fait sentir dans la répartition spécifique des effectifs : il est bien certain, en effet, que des espèces de très petite taille, E. tenera par exemple, ne seront prélevées par un IKMT qu'à 1 % environ, alors que d'autres de grandes dimensions, telle T. monacantha, seront échantillonnées à 80 %. C'est pourquoi nous considérerons tout d'abord la situation telle qu'elle se présente dans nos récoltes, après quoi nous

tenterons d'évaluer, à partir de l'estimation du pourcentage de chaque groupe de tailles retenu par le IKMT (estimation obtenue par la méthode exposée au ch. II; cf. aussi ROGER 1968 d), quelle peut être en réalité la part de chaque espèce dans la population réelle.

Le tableau 8 présente l'ensemble des données IKMT par zone et par espèce. Toutefois, S. microphthalma qui échappe presque en totalité au IKMT ainsi que T. egregia et T. cornuta, bathypélagiques et très rares, n'y figurent pas; toutes trois sont quantitativement négligeables.

On constate certaines caractéristiques :
- d'une part, un nombre sensiblement équivalent d'espèces dans les différentes régions, avec cependant une tendance à un nombre légèrement plus élevé pour les zones tropicales pauvres (28 sp. pour les zones B et D) que pour les zones équatoriales plus riches (25 sp. pour les zones A et C). Le nombre nettement plus faible d'espèces dans la zone E est sans aucun doute le fait, au moins partiellement, d'un programme de prélèvements moins poussé que dans les autres régions. En particulier, l'absence des espèces profondes S. elongatum, N. boopis, T. cristata et B. amplyops doit être considérée comme non significative, aucun trait n'ayant été effectué à plus de 300m.
- d'autre part, un nombre restreint d'espèces sont largement dominantes : E. diomedae représente 44 % de l'effectif total de la zone A, 20 % de la zone B et 36 % de la zone C. T. aequalis, T. obtusifrons et T. tricuspidata constituent à eux trois 68 % de la zone D, tandis que E. eximia s'inscrit à lui seul pour 88 % de la zone E.

3. Estimation des populations réelles

Nous allons déduire de ces données brutes l'évaluation des populations réelles, en corrigeant les effectifs de chaque espèce par le pourcentage qui en est retenu par le IKMT en fonction de la taille moyenne des organismes. Ainsi, T. tricuspidata, par exemple, ayant un indice de taille moyenne de 226 est considéré comme retenu à 20 % par le IKMT (cf. fig. 34) : les effectifs de nos récoltes pour cette espèce seront donc multipliés par 5 pour obtenir l'estimation de la densité réelle de T. tricuspidata. Les nombres obtenus seront ensuite ramenés à 1 000m^3 d'eau, en admettant (cf. ante) que dans toutes les zones le volume "efficace" filtré est de 30 000m^3 par station.

TABLEAU 8. Composition spécifique de la faune dans les différentes régions : nombre moyen par station et % de chaque espèce dans les récoltes IKMT. (Le signe + indique une présence sporadique en très faibles nombres).

	Zone A		Zone B		Zone C		Zone D		Zone E	
T. cristata	2,7	0,4%	1,3	0,3%	0,4	–	1,0	0,9%	–	
T. tricuspidata	41	5,8%	75	16,7%	78	7,6%	22	19,1%	15	0,2%
T. orientalis	9,7	1,4%	4,7	1,0%	1,6	0,2%	0,1	0,1%	12	0,2%
T. monacantha	13	1,8%	7,1	1,6%	23	2,2%	0,4	0,3%	1,5	–
T. pectinata	6,1	0,9%	5,3	1,2%	4,2	0,4%	2,1	1,8%	2,0	–
T. obtusifrons	+	–	13	2,9%	–		23	19,7%	–	
T. aequalis	38	5,4%	22	4,9%	28	2,7%	33	28,8%	5,3	0,1%
T. subaequalis ♂	–		2,3	0,5%	–		–		–	
S. carinatum	4,1	0,6%	11	2,4%	78	7,6%	2,1	1,8%	–	
S. abbreviatum	16	2,3%	53	11,8%	44	4,3%	7,0	6,1%	2,5	–
S. maximum	16	2,3%	4,3	1,0%	6,3	0,6%	1,4	1,2%	8,0	0,1%
S. elongatum	3,2	0,5%	8,7	1,9%	0,3	–	0,9	0,8%	–	
S. affine	11	1,5%	3,3	0,7%	33	3,2%	–		–	
S. longicorne	6,1	0,9%	6,0	1,3%	4,3	0,4%	0,7	0,6%	–	
E. gibboides	–		–		1,9	0,2%	–		298	5,5%
E. eximia	–		–		0,2	–	–		4 804	88,2%
E. diomedae	313	44,1%	92	20,4%	369	35,8%	–		102	1,8%
E. brevis	–		6,0	1,3%	–		3,9	3,4%	–	
E. mutica	–		21	4,7%	–		+	–	–	
E. paragibba	28	3,9%	29	6,4%	44	4,3%	0,2	0,2%	3,0	–
E. tenera	43	6,1%	1,8	0,4%	127	12,3%	+	–	–	
E. fallax	–		7,9	1,8%	–		–		–	
E. distinguenda	–		–		–		–		3,7	–
N. tenella	57	8,0%	15	3,3%	17	1,7%	1,2	1,0%	66	1,2%
N. microps	48	6,8%	21	4,7%	41	4,0%	0,5	0,4%	4,5	0,1%
N. gracilis *	31	4,4%	5,2	1,2%	115	11,2%	0,1	–	78	1,4%
N. atlantica	–		8,4	1,9%	–		3,8	3,3%	–	
N. flexipes	+	–	4,4	1,0%	6,6	0,7%	2,6	2,3%	44	0,8%
N. sexspinosus	1,2	0,2%	6,7	1,5%	–		6,5	5,7%	–	
N. boopis	17	2,4%	14	3,1%	4,3	0,4%	1,6	1,4%	–	
B. amblyops	4,9	0,7%	0,9	0,2%	4,6	0,4%	0,5	0,4%	–	
TOTAL :	710	–	450	–	1 032	–	115	–	5 446	

Note : T. egregia et T. cornuta, bathypélagiques et très rares, ont été exclus de ce tableau, ainsi que S. microphthalma qui échappe presque totalement au IKMT en raison de sa taille réduite.

Le tableau 9 indique, par espèce et par zone, la densité estimée d'individus par 1 000m^3 d'eau.

TABLEAU 9. Estimation des populations réelles des principales espèces dans les différentes zones : nombre d'individus par 1 000m^3 d'eau et pourcentages (le signe + indique une présence sporadique en très faibles nombres).

	Zone A		Zone B		Zone C		Zone D		Moyenne	
T. tricuspidata	6,8	0,4%	13	1,5%	13	0,4%	3,7	3,5%	9,1	0,6%
T. orientalis	1,3	0,1%	0,6	0,1%	0,2	–	+	–	0,5	–
T. pectinata	0,8	–	0,7	0,1%	0,6	–	0,3	0,3%	0,6	–
T. monacantha	1,7	0,1%	0,9	0,1%	3,1	0,1%	+	–	1,4	0,1%
T. aequalis	25	1,5%	15	1,7%	19	0,6%	22	21,5%	20	1,3%
T. obtusifrons	+	–	8,7	1,0%	–		15	13,9%	5,9	0,4%
T. subaequalis ♂	–		1,5	0,2%	–		–		0,4	–
TOTAL THYSANOPODA	36	2,1%	40	4,7%	36	1,1%	41	39,4%	38	2,6%
S. carinatum	22	1,3%	59	6,9%	416	13,0%	11	10,6%	127	8,6%
S. abbreviatum	43	2,5%	141	16,7%	117	3,7%	19	18,3%	80	5,4%
S. maximum	8,0	0,5%	2,2	0,3%	3,2	0,1%	0,7	0,6%	3,5	0,2%
S. elongatum	16	0,9%	43	5,1%	1,5	–	4,3	4,2%	16	1,1%
S. affine	73	4,3%	22	2,5%	220	6,9%	–		79	5,4%
S. longicorne	31	1,8%	30	3,5%	22	0,7%	3,5	3,3%	22	1,5%
TOTAL STYLOCHEIRON	193	11,2%	297	35,0%	780	24,4%	39	37,0%	327	22,2%
E. diomedae	835	48,4%	245	28,8%	984	30,8%	–		516	35,1%
E. brevis	–		16	1,9%	–		10	9,9%	6,5	0,4%
E. mutica	–		56	6,7%	–		0,1	0,1%	14	1,0%
E. paragibba	75	4,3%	77	9,0%	117	3,7%	0,5	0,5%	67	4,6%
E. tenera	315	18,2%	13	1,5%	931	29,1%	0,2	0,2%	315	21,4%
TOTAL EUPHAUSIA	1 225	70,8%	407	47,9%	2 032	63,5%	11	10,7%	919	62,5%
N. tenella	114	6,6%	30	3,5%	34	1,1%	2,4	2,3%	45	3,1%
N. microps	96	5,6%	42	4,9%	82	2,6%	1,0	1,0%	55	3,7%
N. gracilis	62	3,6%	10	1,2%	230	7,2%	0,2	0,2%	76	5,2%
N. atlantica	–		17	2,0%	–		7,6	7,2%	6,2	0,4%
TOTAL NEMATOSCELIS	272	15,7%	99	11,7%	346	10,8%	11	10,7%	182	12,4%
N. flexipes	+	–	2,9	0,4%	4,4	0,1%	1,7	1,6%	2,2	0,1%
N. boopis	4,0	0,2%	3,3	0,4%	1,0	–	0,4	0,4%	2,2	0,1%
TOTAL NEMATOBRACHION	4,0	0,2%	6,2	0,7%	5,4	0,2%	2,1	2,0%	4,4	0,3%
N. amblyops	0,7	–	0,1	–	0,6	–	0,1	0,1%	0,4	–
T O T A L	1 731	–	849	–	3 200	–	104	–	1 471	–

[Notes

- les groupes de tailles n'ayant pas été établis pour la croisière "Alizé", il n'est pas possible de chiffrer l'indice de taille moyenne des espèces propres à la zone E. (E. eximia, E. gibboides) dont on ne peut par conséquent estimer la population réelle.
- les autres espèces qui ne figurent pas dans ce tableau ne représentent que des nombres très limités; leur indice de taille moyenne était difficilement déterminable, et leur absence ne modifie pratiquement pas l'évaluation des populations réelles]

On remarque tout d'abord que les richesses réelles des zones A à D s'établissent dans le même ordre qu'indiqué au § 1, mais que la différence entre les régions est plus marquée qu'il n'était possible de l'établir à la seule analyse des récoltes; en reprenant la cotation arbitraire de 1,0 pour la zone D, on obtient un indice de richesse relative de 8,2 pour la zone B, 16,6 pour la zone A et 30,8 pour la zone C. Cela signifie que nos échantillonnages ont d'autant plus sous-estimé la population réelle que celle-ci est plus abondante, autrement dit plus une zone est riche, plus le pourcentage des espèces de petite taille y est élevé. Cette notion peut se chiffrer de la manière suivante : nous allons calculer quelle fraction de la population est constituée, pour les différentes régions, d'une part par les espèces ayant un indice de taille moyenne inférieur à 100 (S. carinatum, S. elongatum, S. affine, S. longicorne, E. tenera), d'autre part par celles qui ont un indice supérieur à 170 (toutes les espèces des genres Thysanopoda et Nematobrachion, plus S. maximum et B. amblyops).

En classant les 4 zones par ordre de richesse croissante, on obtient les résultats suivants :

	Zone D	Zone B	Zone A	Zone C
% indice < 100	18,3 %	19,5 %	26,5 %	49,7 %
% indice > 170	42,1 %	5,7 %	2,8 %	1,4 %

Nous constatons bien en effet que la proportion des petites formes croît avec la densité de la population, tandis qu'au contraire la part des formes de grande taille s'affirme dans les zones les plus pauvres.

L'importance de ce fait sera soulignée au moment où nous envisagerons la position des Euphausiacés dans la chaîne alimentaire : il est certain en effet que des individus de 1cm de long d'une part, ou de 3cm d'autre part, n'intéressent pas les mêmes prédateurs, et que par conséquent la signification trophique d'une population dépend en partie de la taille des individus qui la composent.

Au niveau de l'espèce, il est intéressant de confronter nos estimations de densité avec celles obtenues par les auteurs, utilisant d'autres techniques. Il ne s'agit pas de vérification à proprement parler, car il est extrêmement difficile de chiffrer avec quelque précision l'abondance réelle d'une population pélagique et nous pensons que les évaluations des auteurs sont, pour d'autres raisons méthodologiques, aussi imprécises que les nôtres, mais pour tester si des conclusions du même ordre sont atteintes à partir de moyens et de déductions fondamentalement dissemblables. Nous utiliserons les données de BRINTON (1962 b), schématisées en cartes de distribution, dont la partie équatoriale centrale sera confrontée, pour les espèces dont il fournit un aperçu quantitatif, à nos résultats de la zone C. Les nombres représentent les quantités d'individus par 1 000 m^3 (tableau 10). On constate dans l'ensemble, compte tenu de l'extrême imprécision inhérente aux estimations quantitatives de populations planctoniques, une très bonne concordance générale entre les deux séries. Nous nous étonnons seulement de la disparité assez sensible enregistrée pour T. tricuspidata, cette espèce de grande taille devant être en principe bien échantillonnée par le IKMT. PONOMAREVA (1966 a) chiffre de son côté à 100-500 Euphausiacés par 1 000 m^3 la population présente entre 0 et 10m dans le Pacifique équatorial.

La figure 38 représente graphiquement le nombre estimé d'individus par 1 000 m^3 pour les différentes espèces; les nombres utilisés sont les moyennes des zones A à D. Analysée comparativement avec la figure 37, elle permet d'évaluer globalement l'incidence de l'engin de récolte dans la nature des données disponibles.

En ne tenant compte que des espèces pour lesquelles les populations réelles ont pu être estimées, les ordres d'importance respectifs, dans les récoltes d'une part et dans la réalité d'autre part, s'établissent ainsi qu'il est figuré dans le tableau 11.

TABLEAU 10. Nombres d'individus par 1 000 m^3 calculés pour la zone C et évalués par BRINTON (1962 b).

	Zone C	BRINTON (1962 b)
T. tricuspidata	13	50 à 500
T. orientalis	0,2	"rare"
T. pectinata	0,6	"rare"
T. monacantha	3,1	"rare"
S. carinatum	416	50 à 500
S. abbreviatum	117	1 à 50
S. maximum	3,2	"rare"
S. elongatum	1,5	"rare"
S. affine	220	50 à 500
E. diomedae	984	50 à 500
E. paragibba	117	1 à 50
E. tenera	931	plus de 500
N. tenella	34	1 à 50
N. microps	82	1 à 50
N. gracilis	230	50 à 500
N. flexipes	4,4	1 à 50
N. boopis	1,0	"rare"

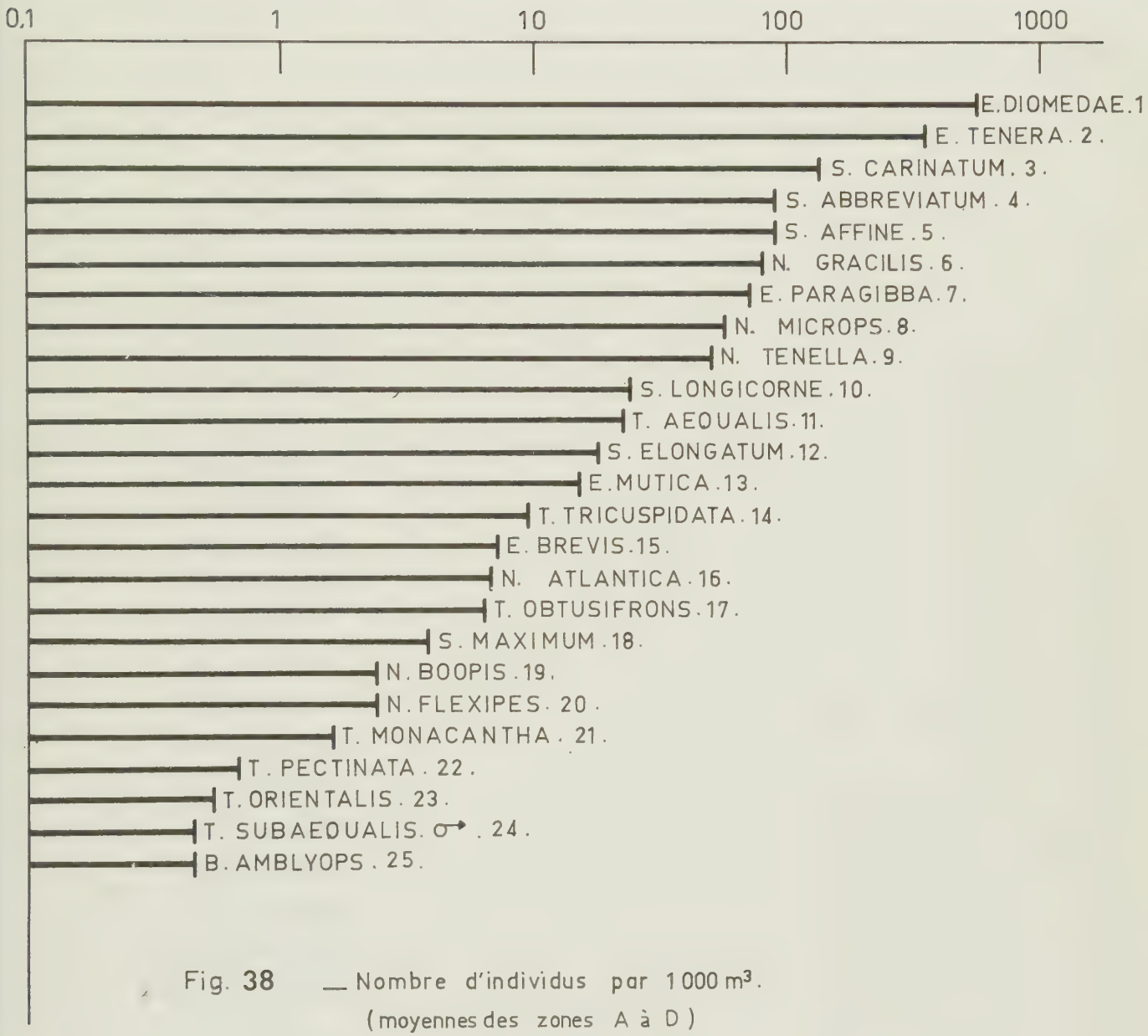


Fig. 38 — Nombre d'individus par 1 000 m³.
(moyennes des zones A à D)

TABLEAU 11. Ordres d'importance numérique des différentes espèces, dans les récoltes IKMT d'une part, et réels d'autre part. (les espèces pour lesquelles la densité réelle n'a pû être estimée ne sont pas incluses).

	Ordre d'importance numérique dans les récoltes IKMT	Ordre réel estimé d'importance numérique
E. diomedae	1	1
T. tricuspidata	2	14
N. gracilis	3	6
E. tenera	4	2
S. abbreviatum	5	4
T. aequalis	6	11
N. microps	7	8
N. tenella	8	9
E. paragibba	9	7
S. carinatum	10	3
T. monacantha	11	21
S. affine	12	5
N. flexipes	13	20
N. boopis	14	19
S. maximum	15	18
T. orientalis	16	23
T. obtusifrons	17	17
T. pectinata	18	22
S. longicorne	19	10
B. amblyops	20	25
S. elongatum	21	12
E. mutica	22	13
N. atlantica	23	16
E. brevis	24	15
T. subaequalis ♀	25	24

4. Evolution faunistique Est-Ouest dans le Pacifique équatorial

Nous avons établi précédemment que le Pacifique équatorial, de toutes façons beaucoup plus riche que la zone tropicale, voyait cependant l'abondance de ses populations diminuer considérablement de l'Est vers l'Ouest (cf. aussi DESROSIERES 1969, VORONINA 1964 b); de plus, la composition spécifique varie sensiblement de la zone E à la zone C puis à la zone A. Ces faits ont été établis au début de ce chapitre, à partir des données fournies par des croisières différentes pour chacune des zones et choisies en raison du grand nombre de prélèvements variés qu'elles ont comporté, propres à assurer l'établissement de moyennes satisfaisantes. Il n'en demeure pas moins évident, malgré tout, qu'une croisière unique tracée des Galapagos à la Nouvelle Guinée sur toute la largeur du Pacifique présentera plus d'homogénéité et permettra de mieux saisir la transition d'Est en Ouest; c'est le cas de la croisière "Alizé" effectuée de novembre 1964 à mars 1965 sur l'équateur entre 92°20 W et 162°45 E. Trente trois stations IKMT ont été réalisées, de nuit, entre 0 et 350 m environ (ROGER 1967 b). L'examen des récoltes fait ressortir très clairement plusieurs caractéristiques :

- Une très grande richesse du Pacifique équatorial est qui va s'amenuisant progressivement vers l'ouest, constatation qui confirme les observations précédentes.

- Une différence marquée des compositions spécifiques. On peut distinguer schématiquement trois faunes bien individualisées :

• une faune Est, numériquement très abondante, composée de peu d'espèces principales, qui ne se rencontrent que rarement à l'ouest de 140° W (correspondant à la zone E précédemment définie) : E. eximia, E. gibboides, N. flexipes.

• une faune Ouest, moins riche, constituée d'un nombre d'espèces nettement plus élevé : T. cristata, S. elongatum, N. boopis, T. pectinata, E. paragibba, T. monacantha, N. microps, T. aequalis, T. tricuspidata, E. diomedae, S. abbreviatum.

• une faune transpacifique, présente d'une extrêmité à l'autre de la croisière, qui tend à montrer une distribution quantitative bimodale, les effectifs étant les plus faibles dans le Pacifique central : N. gracilis, N. tenella, T. orientalis, S. maximum.

La figure 39 traduit cette distribution faunistique.

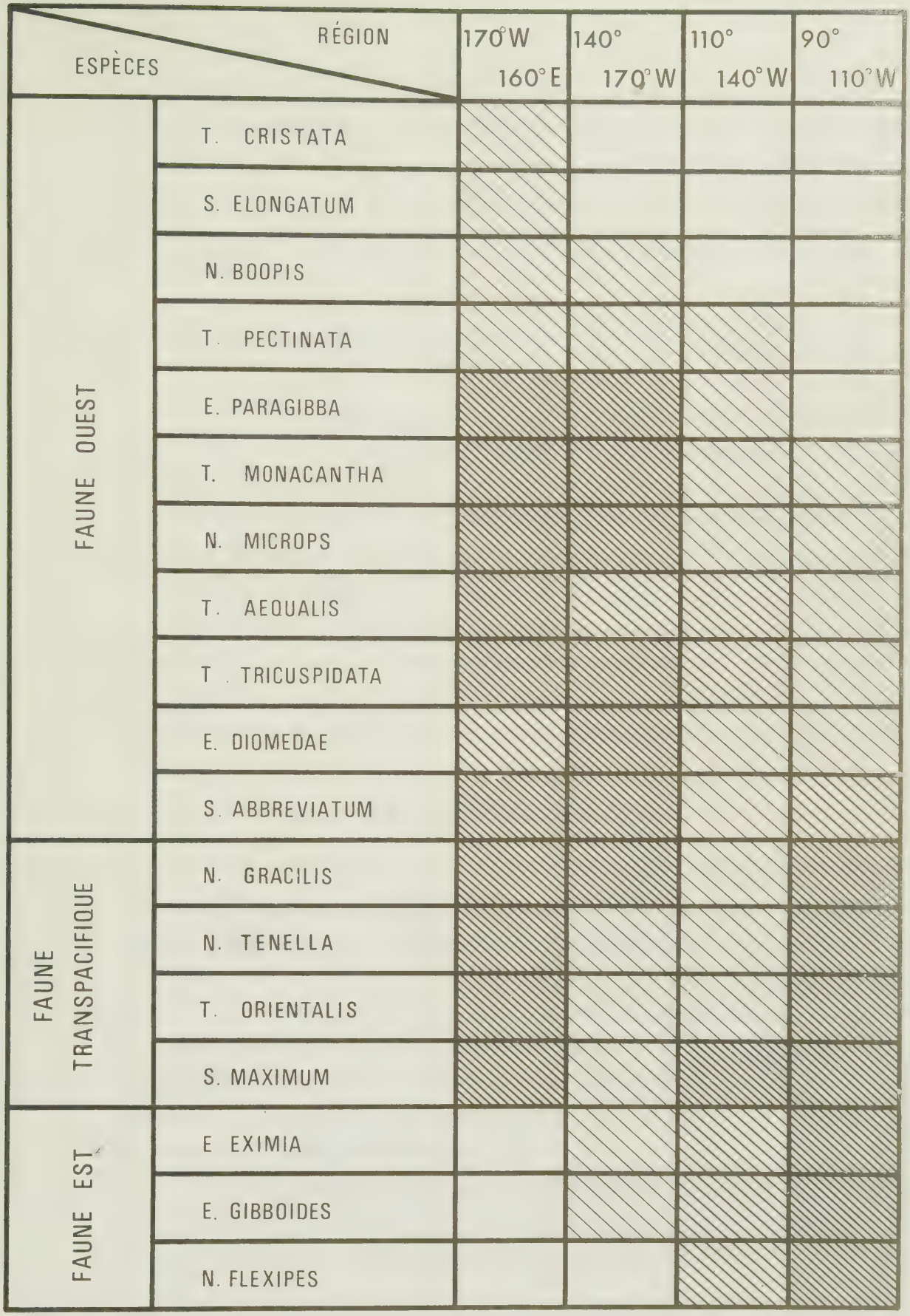


Fig. 39 –
Evolution faunistique Est – Ouest dans le Pacifique Equatorial
(d'après ROGER 1967 b)

Si on caractérise le milieu physique par un paramètre simple mettant en évidence son évolution en longitude, par exemple la profondeur de l'isotherme 15° (cf. ch. I), la répartition quantitative des trois faunes définies ci-dessus s'ordonne très clairement (fig. 40). Nous reprendrons l'étude de cette situation au chapitre Ecologie, en faisant intervenir la notion de diversité.

5. Evolution faunistique Nord-Sud dans le Pacifique ouest

De la même manière qu'au paragraphe précédent, la transition dans le Pacifique ouest d'une faune tropicale à une faune équatoriale ressort de l'analyse des croisières "Bora" qui ont échantillonné de 20° Sud à 4° Nord sur 170° Est (zones A et B). Là encore, les variations faunistiques, tant quantitatives que qualitatives, apparaissent extrêmement marquées (ROGER 1968 b). La transition entre la zone tropicale (zone B) et la zone équatoriale (zone A) se situe entre 4 et 8° Sud; elle se traduit par trois phénomènes très nets : un changement dans la composition spécifique de la faune, une brusque augmentation de la richesse globale (cf. aussi LE BOURHIS et WAUTHY 1969), des caractéristiques de distribution différentes.

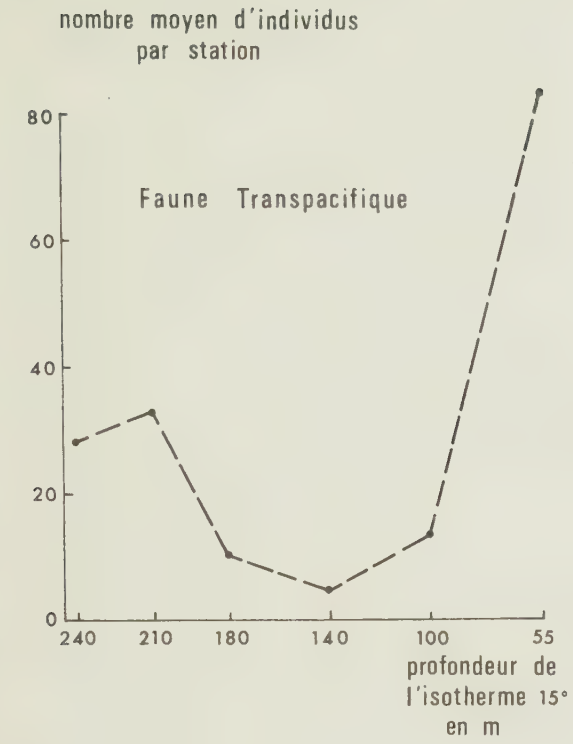
5.1. Composition spécifique de la faune

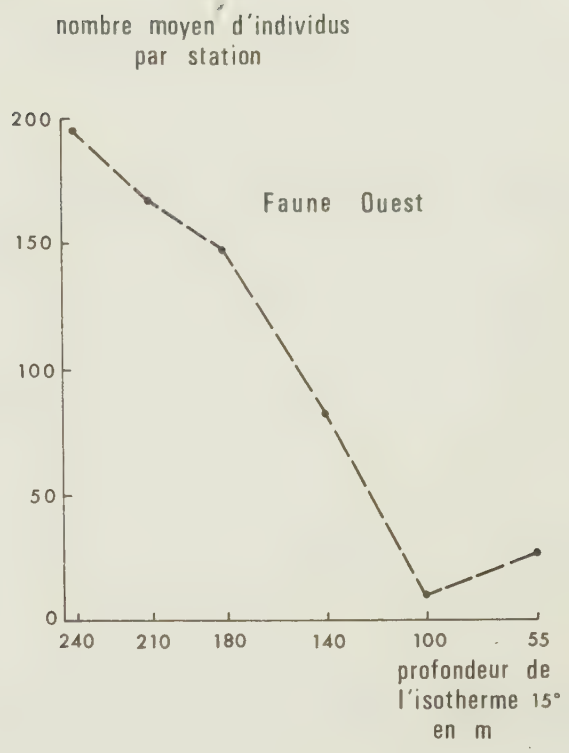
Du Sud vers le Nord, on constate la disparition ou la raréfaction de : T. obtusifrons, T. subaequalis, S. carinatum, E. fallax, E. brevis, E. mutica, N. atlantica, N. flexipes, N. sexspinosus. Ces espèces sont essentiellement ou exclusivement tropicales. Elles sont progressivement remplacées par d'autres, en nombre plus restreint, mais représentées chacune par une quantité beaucoup plus élevée d'individus : T. monacantha, E. diomedae, N. gracilis, dont les affinités équatoriales sont évidentes. La figure 41 représente les variations numériques de ces deux faunes, tropicale et équatoriale, en fonction de la latitude.

D'autres espèces se répartissent de manière plus ou moins régulière sur l'ensemble de la région, leurs effectifs tendant en général à bénéficier de la plus grande richesse du milieu équatorial.

5.2. Richesse comparée des deux zones :

Les résultats concordent avec ceux qui ont été établis au début de ce chapitre et indiquent une très importante augmentation des récoltes du Sud





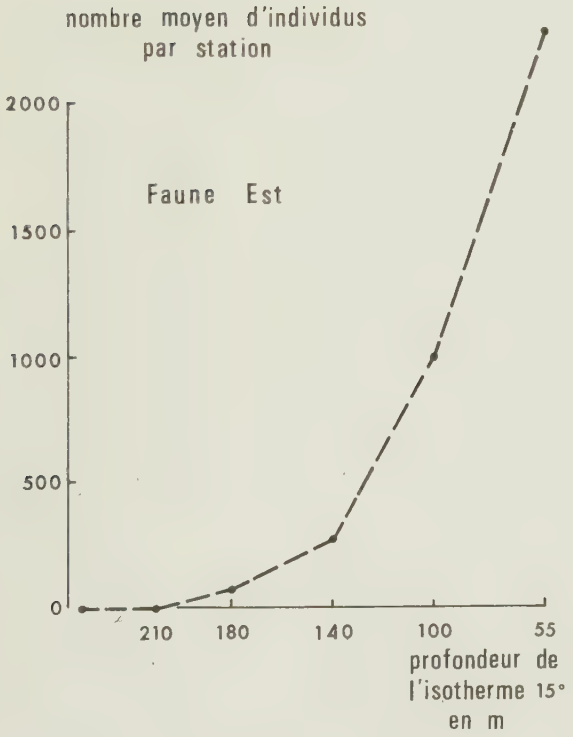


Fig. 40 -

Evolution Est - Ouest des populations dans le Pacifique Equatorial, en fonction de la profondeur de l'isotherme 15°. (d'après ROGER 1967 b)

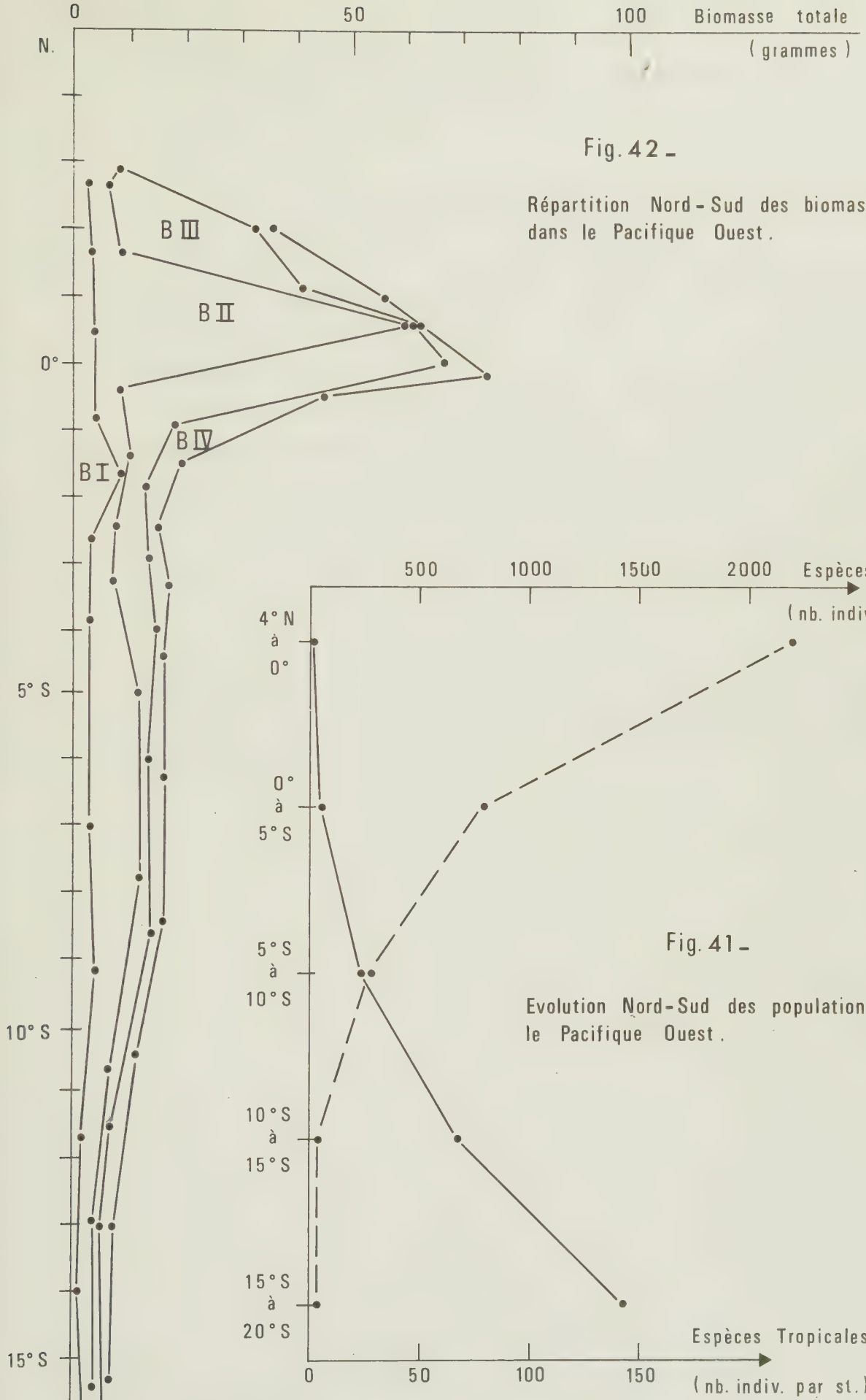


Fig. 42 -

Répartition Nord - Sud des biomasses dans le Pacifique Ouest.

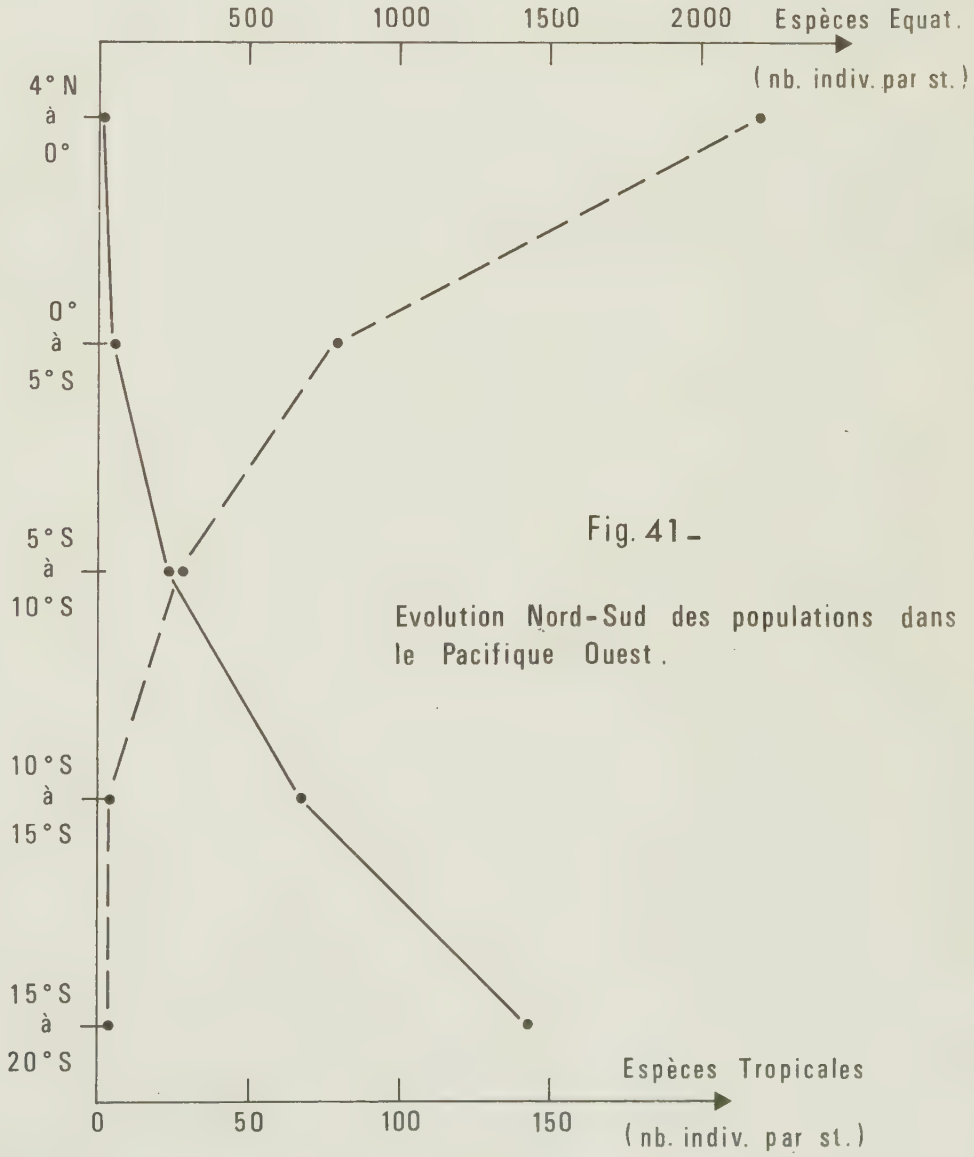


Fig. 41 -

Evolution Nord - Sud des populations dans le Pacifique Ouest.

vers le Nord (fig. 42). En s'en tenant aux stations de nuit, on obtient une moyenne de 510 individus par station entre 20°S et 4°S et de 1916 entre 4°S et 4°N.

5.3. Caractéristiques des distributions

L'examen des nombres d'individus capturés à chaque station pour les différentes espèces (cf. Annexe II) permet de constater une assez grande constance des récoltes d'un trait à l'autre dans la zone tropicale, alors que leur hétérogénéité apparaît beaucoup plus forte, au moins pour certaines espèces, en zone équatoriale : c'est le cas en particulier de T. tricuspidata, E. diomedae, S. abbreviatum. Nous nous bornerons pour l'instant à mentionner ce fait comme l'un des caractères différentiels de ces deux régions : le problème des essaims sera repris plus en détail dans le paragraphe suivant, et l'hétérogénéité des distributions sera testée par l'utilisation d'un coefficient de dispersion.

Comme pour la transition Est-Ouest dans le Pacifique équatorial, l'évolution faunistique Nord-Sud dans le Pacifique ouest sera réexaminée au chapitre Ecologie à la lumière des informations apportées par le calcul des indices de diversité.

—

D) Caractéristiques des distributions

Dans l'utilisation des données qui constituent la base de ce travail deux caractéristiques ont constamment contrarié l'établissement de moyennes en raison des aberrations qu'elles entraînent. Il s'agit, d'une part, de l'hétérogénéité des distributions, dont l'expression extrême constitue les phénomènes d'essaims, et d'autre part des variations nycthémérales (cf. aussi FRANQUEVILLE 1970).

1. Hétérogénéité des distributions et essaims

L'hétérogénéité des distributions est une constante reconnue du monde planctonique (ARON 1958 a; CUSHING 1962; GRIFFITHS 1963; HARDY 1955; OMALY 1968...). Plus particulièrement en ce qui concerne les Euphausiacés, on considère ce type de répartition comme fréquent (BRINTON 1962 a; CASANOVA - SOULIER 1968 et 1970; EINARSSON 1945; FISHER, KON et THOMPSON 1953; FORSYTH et JONES 1966; KOMAKI 1967 b; MACKINTOSH 1934, 1967 et 1968; ZELICKMAN 1959 et 1961...). La mesure de cette hétérogénéité reste cependant fort délicate. Il est évident en effet que l'image obtenue d'une distribution réelle est étroitement fonction des techniques utilisées. Si l'observation visuelle d'un rassemblement important d'individus à proximité de la surface peut sans ambiguité être classée dans la catégorie "essaims", la reconnaissance d'un tel phénomène est souvent beaucoup plus ardue, en particulier lorsque les récoltes examinées résultent chacune de la filtration de nombreux milliers de mètres cubes d'eau : il sera alors souvent bien difficile, sinon impossible, de détecter le passage de l'engin, à un moment donné, dans une concentration particulièrement dense d'individus.

Compte tenu de ces observations, quelle taille d'essaim nos récoltes sont-elles susceptibles de déceler ? Le caractère essentiel de nos prélèvements tient au fait que chaque station représente la filtration d'un volume considérable. Si l'on admet en première analyse que la répartition des individus est au hasard (coefficient de dispersion $a = (S^2 - m)/m^2 = 0$) à la fois à l'intérieur de l'essaim et à l'extérieur de celui-ci, le risque de conclure de manière erronée à une distribution homogène diminue au fur et à mesure que le volume filtré augmente, puisque les chances de se trouver soit totalement à l'intérieur d'un essaim, soit de ne pas en rencontrer du tout deviennent de plus en plus faibles (ARON 1958 b). Par contre, le risque inverse existe,

qui consiste à effectuer la filtration d'un volume d'eau énorme par rapport à la taille des essaims; supposons des groupements de 500 individus, à raison d'un groupe tous les 1 000m^3 : un trait de 30 000m^3 représentera une telle intégration des données à cette échelle que l'hétérogénéité de la répartition passera totalement inaperçue. Si au contraire ce même type de trait est effectué dans une zone où l'espèce se trouve répartie à raison de 1 grand esseim de 5 x 10^5 individus tous les 10^6 m^3, il sera capable de révéler la nature de la distribution.

Nous admettrons donc que nos résultats, obtenus par la filtration de volumes considérables, ne permettent pas d'estimer la nature de la microdistribution des espèces, mais doivent par contre pouvoir déceler l'existence éventuelle d'essaims de grande taille.

La limite que nous allons fixer à l'appellation "essaim" est donc empirique et arbitraire dans la mesure où elle est liée à la technique des prélèvements. Nous classerons comme "essaims" les récoltes supérieures à la fois à la quantité m + 3 S (m étant la moyenne de toutes les valeurs et S l'écart type) et à 10 m' (m' étant la moyenne des observations après élimination des valeurs $>$ m + 3 S).

Autrement dit, nous ne retiendrons comme essaims probables que les valeurs qui se démarquent très largement de la variabilité normale des collectes pour l'espèce étudiée ($>$ m + 3 S) mais qui présentent aussi une abondance intrinsèque très supérieure à celle des autres stations ($>$ 10 m'). L'examen des tableaux 13, 14 et 15 montre que ces deux quantités, m + 3 S d'une part et 10 m' d'autre part, sont deux valeurs indépendantes, l'une ou l'autre étant supérieure selon la série de prélèvements envisagée. On voit combien il est indispensable de garder constamment en mémoire l'échelle des phénomènes : lorsque nous dirons qu'il n'y a "pas d'essaims" il sera sous-entendu "pas de concentrations supérieures à m + 3 S et à 10 m' ", mais cela n'impliquera nullement l'absence d'agrégations de moindres dimensions.

Après avoir envisagé le problème des essaims, nous essaierons de déceler la nature des répartitions en dehors de ces essaims. Pour cela, nous ne considérerons que la distribution des valeurs centrales, pour lesquelles on calculera les coefficients de dispersion, ce qui nous donnera une idée de la tendance plus ou moins grande des individus à se grouper suivant l'espèce, l'heure, la profondeur etc... Nous terminerons par quelques remarques sur la forme des distributions.

Le tableau 12 récapitule les données utilisées pour étudier la nature des distributions.

TABLEAU 12. Stations utilisées pour l'étude des caractéristiques des distributions.

	350m nuit	600m jour	600m nuit	900m jour	900m nuit	1 200m jour	1200m nuit
BORA I	6.10.14. 18.22.25. 26.			9.13.17. 21.	7.11.15. 19.23.		
BORA II	7B.8B.10B. 11B.12B. 13B.14B. 16B.17B.		9B.	9A. 10A. 11A. 13A. 14A.			
BORA III		12.16.20. 24.28.37. 40.	10.14.18. 22.26.30. 34.42.	32.			
BORA IV				20.	21.23.	9.11.13. 15.18.22.	9.10.12. 14.16.17. 19.
CYCLONE II						3.4.9.10. 15.16.	1.6.7.12 13.18.19.
CYCLONE III						3.4.9.10. 15.16.	1.6.7.12 13.18.19.
CYCLONE IV						3.4.9.10.	1.6.7.12 13.
CYCLONE V						1.6.7.12. 13.18.	3.4.9.10 15.16.
CYCLONE VI						3.4.9.10. 15.16.	1.6.7.12 13.18.
ARIDE I	24.54.55. 68.61.88. 89.94.126. 127.128.	27.44.45 46.64.65. 81.97.99. 116.117. 118.	31.32.48. 49.50.67. 68.69.83. 84.103.120. 121.122.	26.28.70. 71.98.	30.35.36. 73.74.75. 101.102. 107.108.	33.34.38. 39.40.72. 76.77.78. 104.105.106 110.111.112	41.42.43. 109.113. 114.115.
ARIDE II			38.39.40. 71.73.108. 109.		44.77.79. 113.115.		45.114.
ARIDE III			54.56.58. 102.104. 153.185. 189.		116.117. 118.150. 152.202.		68.69.70
ARIDE IV			27.29.61. 63.65.97. 99.101.133. 137.		26.28.30. 62.64.66. 70.98.100 134.136.138		
mbre tal de tions	27	19	48	16	40	49	50

1.1. Les essaims

L'examen des récoltes (cf. annexe II) amène à constater que quatre espèces seulement présentent des phénomènes d'essaims entrant dans le cadre de la définition que nous avons adoptée : E. eximia, E. diomedae, T. tricuspidata, S. abbreviatum. Encore la première de ces espèces, rencontrée seulement pendant la croisière "Alizé", n'est-elle pas suffisamment abondante dans notre matériel pour prêter à une étude détaillée. Nous analyserons donc, de ce point de vue, les distributions de E. diomedae, T. tricuspidata et S. abbreviatum dans les divers types de traits : 0-350m, 0-650m, 0-900m, 0-1 200m, de jour d'une part, de nuit d'autre part (seuls les traits 0-350m de jour, très pauvres, ne seront pas retenus); on ne peut en effet rejeter a priori l'hypothèse qu'il existe de très importantes différences de groupement, pour une même espèce, selon l'heure ou la profondeur considérées, de sorte que l'on doit examiner séparément ces différents échantillons. Il peut naturellement intervenir d'autres critères tels que âge, sexe, maturité sexuelle etc..., mais l'établissement de trop nombreuses catégories aboutirait à l'utilisation d'effectifs trop faibles pour être représentatifs.

Les tableaux 13, 14 et 15 représentent les caractéristiques des distributions de E. diomedae, T. tricuspidata et S. abbreviatum pour l'ensemble des 249 stations retenues dans le tableau 12. Que nous apprennent-ils sur le problème des essaims ?

. E. diomedae :

En retenant les traits de nuit seulement, qui apparaissent les plus hétérogènes, même en tenant compte du fait que le nombre des observations nocturnes est double de celui des stations diurnes, on enregistre 6 essaims (définis par la double exigence $> m + 3S$ et > 10 m') pour un total de 165 observations. En admettant que chaque station représente la filtration d'environ 30 000m^3 efficaces, on en conclut à l'existence de 1 grand "essaim" tous les 8×10^5 m^3 "habités" environ pour cette espèce (de nuit).

Compte tenu du pourcentage moyen de E. diomedae retenu par le IKMT (cf. fig. 34), on peut estimer, pour l'ensemble des récoltes de nuit, la population réelle à 4×10^6 organismes pour 5×10^6 m^3 habités, soit une densité de 0,8 individu /m^3, se décomposant en :

TABLEAU 13. Caractéristiques des distributions pour E. diomedae (toutes valeurs)

	0-350m nuit	0-650m jour	0-650m nuit	0-900m jour	0-900m nuit	0-1 200m jour	0-1 200m nuit
Nombre d'observations n	27	19	48	16	40	49	50
Effectif E	10 605	2 701	46 824	1 996	19 272	9 411	24 601
Moyenne m	393	142	975	125	482	192	492
Variance $S^2 = \frac{\sum e^2}{n-1}$	292 814	10 503	4 210 720	18 814	484 736	334 237	818 270
Ecart type $S = \sqrt{\frac{\sum e^2}{n-1}}$	541	102	2 052	137	696	578	905
m + 3 S	2 016	548	7 131	536	2 570	1 926	3 207
10 m'	2 980	1 420	5 580	1 250	3 760	1 090	3 270
Nombre d'essaims observés $\geq$ m + 3 S et $\geq$ 10 m'	1	0	2	0	1	1	2

TABLEAU 14. Caractéristiques des distributions pour T. tricuspidata (toutes valeurs)

	0-350m nuit	0-650m jour	0-650m nuit	0-900m jour	0-900m nuit	0-1200m jour	0-1200m nuit
Nombre d'observations n	27	19	48	16	40	49	50
Effectif E	7 192	1 528	3 183	1 810	3 540	1 618	3 019
Moyenne m	266	80	66	113	89	33	60
Variance $S^2 = \frac{\sum e^2}{n-1}$	215373	45 790	7 027	17 032	21 854	414	5 512
Ecart type $S = \sqrt{\frac{\sum e^2}{n-1}}$	464	214	84	130	148	20	74
m + 3 S	1 658	722	318	503	533	93	282
10 m'	1 860	300	560	847	703	320	526
Nombre d'essaims observés $\geq$ m + 3 S et $\geq$ 10 m'	1	1	(1)	0	1	0	0

(1) une récolte de 551 individus.

TABLEAU 15. Caractéristiques des distributions pour S. abbreviatum (toutes valeurs)

	0-350 m nuit		0-650m jour	0-650m nuit	0-900m jour	0-900m nuit	0-1200m jour	0-1200m nuit
	(1)	(2)						
Nombre d'observations n	27	26	19	48	16	40	49	50
Effectif E	9 062	1 154	334	1 857	560	1 740	644	1 687
Moyenne m	336	44	18	39	35	44	13	34
Variance $S^2 = \frac{\sum e^2}{n-1}$	2 207 207	1 862	294	1 899	4 243	4 500	285	1 816
Ecart type $S = \sqrt{\frac{\sum e^2}{n-1}}$	1 490	43	17	44	65	67	17	43
m + 3 S	4 806	173	69	171	230	245	64	163
10 m'	440	380	180	320	210	310	110	250
Nombre d'essaims observés > m + 3 S et > 10 m'	1	0	0	0	1 (3)	1 (3)	0	0

(1) Toutes valeurs
(2) Après élimination de la valeur 7 908
(3) Valeurs faibles, de signification douteuse.

- $2,5 \cdot 10^6$ spécimens pour 4.7×10^6 m^3 soit 0,5 individu / m^3 pour la zone "hors essaim"
- $1,5 \cdot 10^6$ individus pour l'ensemble des 6 essaims, qui groupent donc près de 40% de la population à raison de 250 000 organismes en moyenne par essaim.

Nos données ne nous permettent pas d'évaluer les dimensions de tels essaims. En supposant qu'ils présentent une structure identique à ceux qui ont été décrits dans les mers froides ou tempérées (cf. BURUKOVSKIY 1967; HARDY 1965; HARDY et GUNTHER 1939; NEMOTO, ISHIKAWA et KAMADA 1969; OZAWA et coll. 1968...), ce qui reste à démontrer, c'est-à-dire que leur volume moyen soit de l'ordre de $30m^3$, la densité des animaux à l'intérieur de l'essaim s'établirait à 10 000-16 000 par m^3 environ. Pour élevée qu'elle paraisse, cette estimation demeure très modeste au regard de certaines évaluations, puisqu'elle correspond à une biomasse de 150-250 grammes par m^3 : NEMOTO (1966) estime à 10-100 kg/m^3 la biomasse de E. superba dans l'Antarctique, tandis que MAUCHLINE et FISHER (1969) indiquent des densités de 30 000 individus/m^3 dans les essaims.

On voit que les essaims rencontrés en zone équatoriale présentent des caractéristiques très inférieures, tant en dimensions qu'en densité, à celles de leurs homologues des mers froides. Outre le fait que la densité des populations des mers chaudes est beaucoup moins grande que celle des mers tempérées ou froides, le niveau trophique élevé des espèces que nous considérons ici intervient peut-être également dans ce phénomène : ZELIKMAN (1960), PONOMAREVA (1963), estiment que les espèces prédatrices (carnivores) ne forment pas d'essaims, ceux-ci étant propres aux phytophages.

Naturellement, ces nombres ne sont que des ordres de grandeur, et il convient de garder à l'esprit ce que nous avons cherché à définir : il est tout à fait certain qu'en dehors de ces grands essaims, d'autres groupements d'échelles diverses existent, que nous avons négligés du fait de l'inaptitude de nos techniques à les révéler. D'autre part, il n'est pas impossible que ce qui nous apparaît comme un essaim unique soit en réalité la somme de plusieurs rassemblements de dimensions plus modestes : BURUKOVSKIY (1967) et ZELICKMAN (1961) ont noté l'existence de telles "zones à essaims", chacun de ceux-ci n'ayant que quelques mètres de diamètre.

• T. tricuspidata

Nous appliquerons à cette espèce les mêmes critères et le même mode de déduction qu'à E. diomedae, sans les développer à nouveau, en partant des données du tableau 14.

Comme pour l'espèce précédente, les traits de nuit paraissent plus irréguliers en moyenne que les traits de jour, sauf pour les 0-650m, puisqu'on note trois présomptions d'essaim dans les récoltes nocturnes contre une seulement dans les stations diurnes. Ici encore, nous n'envisagerons donc que la distribution nocturne, qui s'avère la plus hétérogène. Les essaims ont été rencontrés à raison d'un tous les $1,7 \times 10^6$ m^3 environ (rappelons à nouveau qu'il s'agit d'essaims supérieurs aux limites très élevées de m + 3 S et 10 m' que nous avons jugé correspondre aux techniques utilisées; l'emploi d'un petit filet filtrant une centaine de m^3 à chaque station nous eût conduit à choisir une toute autre échelle de référence, imposant l'étude de phénomènes différents et aboutissant par conséquent à d'autres conclusions).

Le pourcentage estimé de rétention du IKMT pour cette espèce étant de l'ordre de 20% (cf. fig. 34), la population réelle ressort à 85 x 10^3 organismes pour 5 x 10^6 m^3 soit environ 0,017 individu /m^3.

La zone hors essaim représentant environ 66 x 10^3 animaux, soit 0,013 spécimen /m^3, on arrive à l'estimation de 19 x 10^3 individus, soit 20% de la population, groupés en essaims composés chacun d'environ 6 000 T. tricuspidata en moyenne; ce nombre très limité d'organismes constituant l'essaim suggère pour celui-ci des dimensions modestes.

• S. abbreviatum

On constate une situation beaucoup plus tranchée que pour les deux autres espèces, puisque un seul essaim (7 908 individus à la station 16B de "Bora"II) peut être sans aucun doute considéré comme tel. Les valeurs 273 (st.17."Bora"I) et 312 (st. 107. CA I), bien que dépassant, de très peu, leurs limites respectives m + 3 S et 10 m', sont douteuses en raison de leur abondance intrinsèque réduite, et nous ne les retiendrons pas.

En appliquant à S. abbreviatum des raisonnements identiques à ceux utilisés pour E. diomedae et T. tricuspidata, on obtient les estimations suivantes, étant entendu qu'ici encore seules les valeurs nocturnes sont retenues.

Un seul essaim a donc été noté au cours de la filtration de 5 x 10^6 m^3 dans l'ensemble desquels la population est estimée à 5,8 x 10^5 individus soit 0,12/m^3 en moyenne, se répartissant en :

- essaim 3,2 x 10^5 organismes
- hors essaim 2,6 x 10^5 individus soit en moyenne 0,05/m^3

Plus de la moitié de la population semble donc groupée en essaim, celui-ci étant d'une taille importante, pour autant que le nombre d'observations disponibles permette d'en juger : la rareté de ces essaims est telle que plusieurs centaines de stations seraient nécessaires pour établir leur fréquence avec quelque précision.

Les essaims apparaissent-ils dans certaines conditions particulières bien déterminées ?

BURUKOVSKIY (1967) recense les hypothèses qui ont été proposées pour expliquer la formation des essaims, et constate que le doute demeure :

stimulus trophique (ZELICKMAN 1958), sexuel (PONOMAREVA 1959a et 1963), accumulation passive due aux courants (RUSTAD 1930; BEKLEMISHEV 1958 et 1961) ou combinaison de plusieurs de ces facteurs (NAUMOV 1962; TONOLLI 1958).

Le tableau 16 rassemble les stations au cours desquelles, parmi la totalité de nos 600 échantillons, la présence indiscutable d'essaims a été enregistrée. De nombreux autres cas probables ont été notés, mais nous avons préféré nous en tenir à des observations certaines. L'analyse de ce tableau semble montrer que la saison, la profondeur (autant que l'on puisse en juger avec un engin non fermant) et les conditions météorologiques ne jouent aucun rôle essentiel dans l'apparition du phénomène. Par contre on peut noter que :

1. tous les essaims ont été rencontrés à proximité immédiate de l'équateur, et tous dans le Pacifique ouest : aucun cas flagrant n'a été enregistré au cours des quelques 200 prélèvements effectués dans le Pacifique central (croisières "Caride"). Cette localisation des essaims ne permet ni d'infirmer ni de soutenir l'hypothèse de ZELICKMAN (1961) selon laquelle ce type de répartition ne s'observe qu'en milieu fortement stratifié; si les essaims observés ont bien été tous rencontrés dans le Pacifique équatorial et non en milieu tropical plus homogène, tous se situaient dans le Pacifique ouest, moins stratifié que le Pacifique est (1).

2. La grande majorité des observations a eu lieu de nuit, puisqu'un seul essaim diurne a été noté. Il semble donc que, contrairement à une hypothèse classique, la motivation visuelle ne joue pas un rôle essentiel dans les phénomènes d'agrégation, dont il paraît plus justifié de rechercher l'origine dans un stimulus trophique, biologique (reproduction) ou écologique (cf. CASANOVA-SOULIER 1968 a). Parmi les 6 stations pour lesquelles la phase lunaire a été relevée, on constate que pour 5 d'entre elles l'éclairement était faible (DQ et NL), et que la seule observation notée en phase de PL l'a été par très forte nébulosité.

---

(1) Toutefois, si aucun essaim n'a en effet été observé parmi les 200 échantillons retenus dans les récoltes du Pacifique équatorial central, au cours des 800 autres traits non étudiés en détail un essaim de T. tricuspidata a été noté au cours de la station 41 de "Caride" III (0-230m, 19h30). Ce phénomène peut donc bien s'observer également dans le Pacifique équatorial central, mais, semble-t-il, à une fréquence beaucoup plus faible que dans le Pacifique équatorial ouest.

TABLEAU 16. Caractéristiques des stations au cours desquelles des essaims ont été enregistrés

Croisière	Station	Date	Latitude	Long.	Prof. (m)	Heure	Fond (m)	DSL (m)	Nébulosité Lune	Remarques	Espèces et effectifs récoltés	
BORA I	23	7.12.65	00°28'N	170°E	900	22H23	4 500		7/8 - PL		E. diomedae	4 500
BORA II	12 B	15. 3.66	00°35'N	170°E	440	20H42	4 500	200	2/8 - DQ	Forts courants	E. diomedae T. tricuspidata	2 870 2 362
BORA II	16 B	24. 3.66	00°16'S	180°	230	20H45	5 500	150	6/8 - NL	Forts courants	S. abbreviatum	7 908
BORA III	26	22. 6.66	00°00	170°E	590	20H48	4 500				E. diomedae	11 703
BORA III	34	25. 6.66	02°01'N	170°E	620	20H31	4 500		2/8		E. diomedae	9 450
BORA IV	17	5.10.66	00°09'S	170°E	1 160	22H42	4 400	80 à 250	6/8 - DQ	Forts courants	E. diomedae	5 322
BORA IV	19	6.10.66	00°57'N	170°E	1 160	22H02	4 450	80 à 200	7/8 - DQ	Forts courants	E. diomedae	3 594
CYCL.I	25	23.11.66	00°52'S	170°E	160	02H18	4 300	170	5/8		E. diomedae	12 513
CYCL.I	N 26	23.11.66	00°52'S	170°E	15' en surface	23H05	4 300	80 à 180			E. diomedae	2 260
CYCL.II	9	30. 3.67	02°05'S	170°E	1 200	09H36	4 200		3/8 - DQ		E. diomedae	4 081

3. Au cours de 4 des 10 stations, des courants violents ont été décelés, par les brusques sautes de tension qu'ils provoquent sur le câble de traction du chalut. En rapprochant cette observation du point 1, on peut suggérer une influence possible de facteurs dynamiques dans la formation des essaims, sans pour autant les considérer comme un facteur causal. KOMAKI (1967 b), CASSIE (1959) insistent également sur l'importance de l'environnement physique.

4. Indépendamment des récoltes effectuées au large, des échouages massifs d'Euphausiacés ont été notés à plusieurs reprises sur les côtes de l'Ile des Pins (au Sud de la Nouvelle Calédonie), tandis que des essaims ont été remarqués à proximité, au-dessus de fonds de 400m environ. Ces observations évoquent une réaction de défense des organismes contre un milieu hostile, ou différent de leur habitat normal, dans lequel ils auraient été entraînés.

5. L'ensemble de ces remarques suggère que les essaims pourraient être la résultante de stimuli complexes, réponse des organismes à un état biologique dans certaines conditions de milieu. Quant à la "philosophie" de ce comportement elle demeure obscure : bien que MAUCHLINE et FISHER (1969) attribuent à l'essaim un rôle important dans le maintien de l'intégrité de la population, BURUKOVSKIY (1967) remarque en effet que, bien loin d'apparaître comme bénéfique, cette caractéristique favorise au contraire considérablement son exploitation par les prédateurs. Se fondant sur le même raisonnement, PONOMAREVA (1963) en infère que seule une motivation sexuelle peut constituer un stimulus assez puissant pour inciter les individus à adopter une forme de distribution aussi "coûteuse" pour eux, tout en reconnaissant un rôle au niveau trophique de l'espèce.

1.2. Hétérogénéité des répartitions

Nous venons de préciser la nature des grandes concentrations d'individus, dites "essaims"; pour estimer celle des répartitions en dehors de ces essaims nous considérerons maintenant les valeurs centrales des distributions. Pour cela, nous éliminerons les récoltes les plus abondantes à concurrence de 16% des observations, autrement dit seules 84% des données, constituées par les stations les moins abondantes, seront retenues. Le choix de cette limite se justifie par le fait que, dans une distribution normale, 84% des valeurs sont inférieures à m + S (FAGER et McGOWAN 1963). La quantité m - S ne peut évidemment pas être prise en considération ici puisqu'elle est le plus souvent négative.

Deux questions préliminaires importantes se posent d'emblée.

La première est de savoir par l'utilisation de quelle quantité mesurable nous allons chiffrer l'hétérogénéité; m étant la moyenne arithmétique, S^2 la variance et S l'écart type, nous avons le choix entre trois coefficients simples et couramment utilisés :

- le coefficient de surdispersion $C = S^2/m$ traduit une distribution au hasard s'il est voisin de 1 (loi de Poisson), une sous-dispersion (répartition plus régulière qu'au hasard) s'il est significativement inférieur à 1, une surdispersion (tendance des animaux à se grouper) s'il est significativement supérieur à 1. On sait en effet qu'une population distribuée au hasard se répartit sensiblement selon une loi de Poisson, caractérisée par l'égalité de la moyenne et de la variance ($S^2 = m$). L'inconvénient du coefficient C est évident : si la population était distribuée au hasard, nous aurions bien $C \# 1$ quel que soit l'effectif, puisque par définition $S^2 = m$ dans ce cas, mais en fait il y a toujours surdispersion ($S^2 > m$). Or, dans ces conditions, la valeur de C dépend de l'effectif. En effet, dans la formule $C = S^2/m$, les écarts à la moyenne interviennent au numérateur selon leur carré, de sorte que, pour une espèce abondante, S^2 devient infiniment plus élevé que m, alors que, pour une espèce représentée par peu d'individus, S^2 demeure relativement faible (cf. FAGER et McGOWAN 1963). Il résulte de ce fait que le coefficient C permet seulement de dire s'il y a ou non surdispersion, mais non de mesurer celle-ci si les effectifs des distributions à comparer sont dissemblables. Dans le cas des Euphausiacés, puisqu'il y a toujours surdispersion, le calcul du coefficient C n'apporte que peu d'information.

- le coefficient de variation $V = S/m$, bien que limité à des valeurs plus modestes, souffre du même handicap que le coefficient C : il n'est pas indépendant de l'effectif.

- c'est pourquoi nous avons choisi de caractériser l'hétérogénéité par le coefficient de dispersion $a = (S^2 - m)/m^2$, qui, la moyenne intervenant au carré, est sensiblement indépendant des effectifs (cf. CASSIE 1959). Pour toute valeur $a > o$, on a surdispersion, et la valeur de a augmente en fonction de l'hétérogénéité.

La deuxième question qui se pose est de savoir si l'hétérogénéité mesurée représente réellement et uniquement celle des populations considérées. Nous avons signalé (cf. tableau 12) quelles stations, 249 au total, ont été

utilisées pour l'étude des distributions. Afin de maintenir une homogénéité suffisante du matériel, seules ont été retenus les prélèvements effectués en zone équatoriale (zones A et C) avec un IKMT 10, à des heures soit diurnes soit nocturnes, en excluant les heures de transition qui sont supposées correspondre à des périodes de migration verticale rapide.

On constate cependant que chaque catégorie, définie par l'heure et la profondeur des traits, comprend des stations étalées sur une grande échelle tant du point de vue géographique que saisonnier. L'inconvénient évident de ce procédé est d'introduire un "bruit de fond" dû aux variations spatiales et temporelles, mais s'impose néanmoins par le souci de disposer d'un nombre suffisamment important d'observations, impossible à rassembler au cours d'une seule croisière. Pour donner une idée de ces variations parasites, le nombre moyen d'individus par station pour E. diomedae passe de 185 pour "Cyclone" V à 476 pour "Cyclone" IV (variation temporelle) et de 313 pour l'ensemble des "Cyclone" à 369 pour l'ensemble des "Caride" (variation géographique). Le fait que toutes les catégories de traits soient représentées par des stations issues de plusieurs croisières atténue en partie cet inconvénient, le "bruit de fond" étant le même pour toutes : le doute qui en résulte portera sur les évaluations absolues de dispersion mais n'atteindra pas les estimations relatives. Dans ces conditions, la seule manière d'"étalonner" la surdispersion obtenue est évidemment analogique : nous allons calculer, par exemple pour les traits 0-1 200m de jour qui présentent un coefficient a assez faible, la surdispersion constatée pour les mêmes stations (le "bruit de fond" sera donc exactement le même) chez une population que l'expérience montre comme étant l'une de celles dont la répartition est la plus homogène, en l'occurrence celle des poissons micronectoniques. Nous choisirons deux des espèces les plus abondantes des récoltes : Sternoptyx diaphana et Cyclothone pallida (identifications dues à J. RIVATON, assistant au laboratoire).

Même en considérant le cas extrême où ces espèces seraient distribuées au hasard, le coefficient a serait alors une mesure du "bruit de fond" parasite dû à la méthodologie employée et à l'étalement géographique et saisonnier des récoltes. Comme on peut raisonnablement penser qu'il s'agit d'une hypothèse limite, et que ces espèces sont en fait légèrement surdispersées, le coefficient a calculé pour celles-ci représentera une valeur maximum des artefacts possibles : toute valeur supérieure de a trouvée pour les Euphausiacés pourra être considérée comme traduisant une surdispersion réelle de la population.

Pour 36 stations 0-1 200m de jour réparties dans les croisières "Bora" IV, "Cyclone" II, III, IV, V, VI et "Caride" I, nous obtenons les valeurs suivantes :

S. diaphana :

n = 36	E = 750	n = 21
S^2 = 103		a = 0,19

C. pallida :

n = 36	E = 9.383	n = 261
S^2 = 9.327		a = 0,13

ces valeurs de a nous permettent donc d'évaluer la limite supérieure du "bruit de fond" (= variabilité géographique et temporelle des échantillons) à 0,20. Toute valeur supérieure de a pour une espèce donnée sera par conséquent considérée comme le signe d'une hétérogénéité réelle de la distribution.

Les tableaux 17, 18, 19 regroupent les caractéristiques de distribution de E. diomedae, T. tricuspidata, S. abbreviatum, après élimination pour chaque espèce de 16% des valeurs les plus élevées. Le tableau 20 indique les caractéristiques de distribution de T. aequalis, considérées comme représentatives du type de répartition des espèces ne présentant pas de phénomènes d'essaims; toutes les valeurs ont été ici utilisées.

On constate que, à une exception près, le coefficient a est toujours supérieur à 0,20. L'évaluation de la valeur maximale du bruit de fond par le calcul de a pour S. diaphana et C. pallida permet de dire que, dans le cas des Euphausiacés, il y a toujours surdispersion.

La figure 43 schématise les valeurs de a pour les quatre espèces étudiées, aux différentes profondeurs et heures. Les valeurs nocturnes n'y apparaissent pas significativement supérieures aux valeurs diurnes, contrairement à ce qu'on observe pour les essaims.

Dans 7 cas sur 8, on constate une valeur maximum de a pour les traits à 900m; que ce fait se vérifie de jour comme de nuit, aussi bien sur des espèces profondes (T. aequalis) que superficielles (S. abbreviatum), suggère qu'il est plus probablement lié à la nature même de ce type de trait qu'à une cause biologique ou écologique. Sa signification demeure par conséquent limitée.

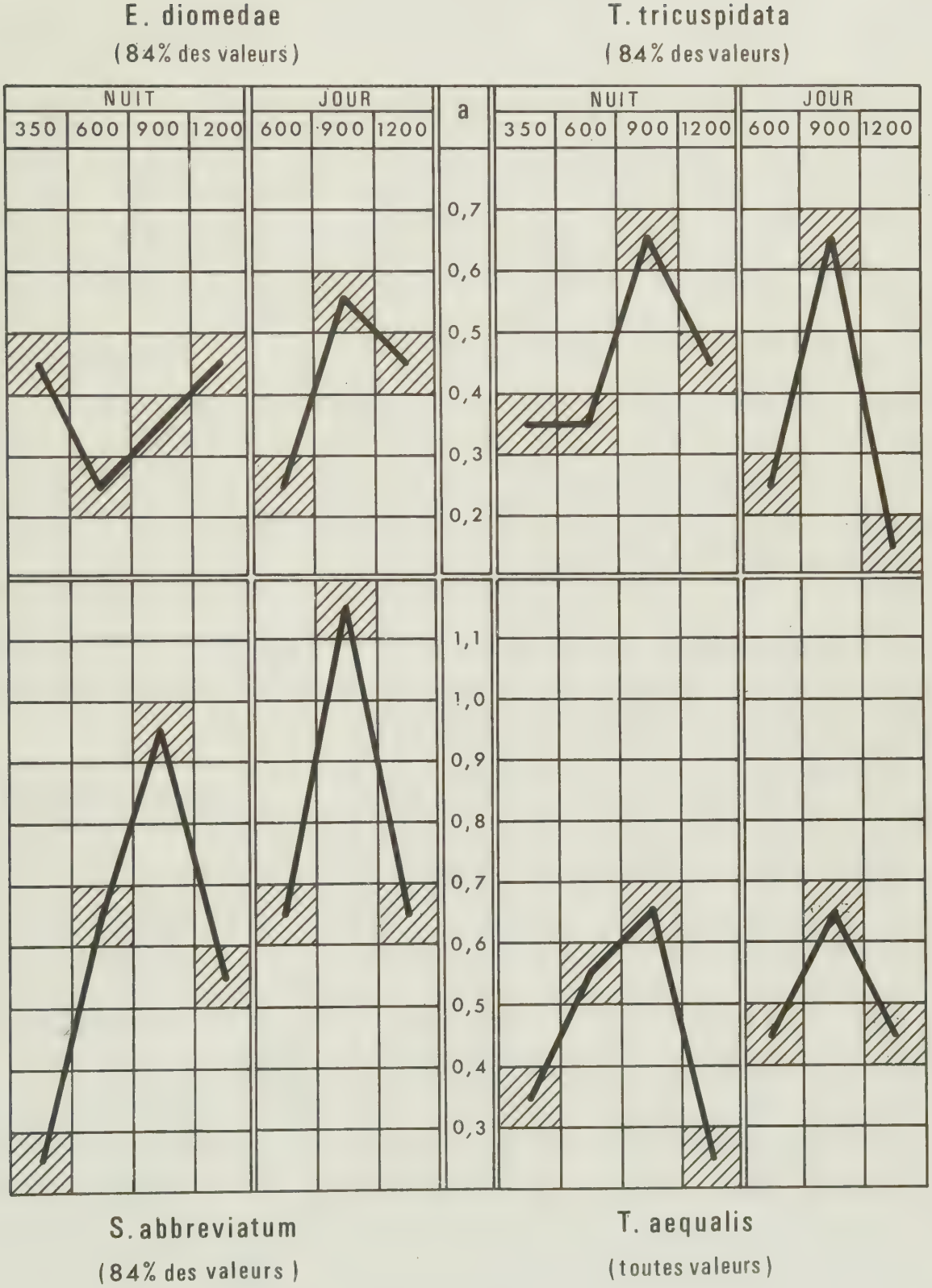


Fig. 43 –

Valeurs du coefficient de dispersion pour quatre espèces.

TALBEAU 17. Caractéristiques des distributions pour E. diomedae (84% des valeurs)

	0-350m nuit	0-650m jour	0-650m nuit	0-900m jour	0-900m nuit	0-1 200m jour	0-1 200m nuit
Nombre d'observations n	23	16	40	13	34	41	42
Effectif E	5 245	1 757	17 088	830	10 137	2 627	8 794
Moyenne m	228	110	427	64	298	64	209
Variance $S^2 = \frac{\sum e^2}{n-1}$	23 000	2 884	45 290	2 470	29 343	1 884	20 974
Coeff. de dispersion $a = \frac{S^2 - m}{m^2}$	0,44	0,23	0,25	0,59	0,33	0,44	0,48
Coeff. de surdispersion $C = \frac{S^2}{m}$	100	26	106	39	98	29	100
Ecart type $S = \sqrt{\frac{\sum e^2}{n-1}}$	152	54	213	50	171	43	145
Coeff. de variation $V = \frac{S}{m}$	0,67	0,49	0,50	0,78	0,57	0,67	0,69
m + 3 S	684	272	1 066	214	811	193	644

TABLEAU 18. Caractéristiques des distributions pour T. tricuspidata (84% des valeurs)

	0-350m nuit	0-650m jour	0-650m nuit	0-900m jour	0-900m nuit	0-1 200m jour	0-1 200m nuit
Nombre d'observations n	23	16	40	13	34	41	42
Effectif E	2 665	411	1 656	824	1 365	1 064	1 525
Moyenne m	116	26	41	63	39	26	36
Variance $S^2 = \frac{\sum e^2}{n-1}$	4 749	210	578	2 435	1 073	127	581
Coeff. de dispersion $a = \frac{S^2 - m}{m^2}$	0,34	0,27	0,32	0,69	0,68	0,15	0,42
Coeff. de surdispersion $C = \frac{S^2}{m}$	41	8	14	39	28	5	16
Ecart type $S = \sqrt{\frac{\sum e^2}{n-1}}$	69	14	24	49	33	11	24
Coeff. de variation $V = \frac{S}{m}$	0,59	0,54	0,59	0,78	0,85	0,42	0,67
m + 3 S	323	68	113	210	138	59	108

TABLEAU 19. Caractéristiques des distributions pour S. abbreviatum (84% des valeurs)

	0-350m nuit	0-650m jour	0-650m nuit	0-900m jour	0-900m nuit	0-1 200m jour	0-1 200m nuit
Nombre d'observations n	23	16	40	13	34	41	42
Effectif E	727	187	880	163	655	284	739
Moyenne m	42	12	22	13	19	7	18
Variance $S^2 = \frac{\sum e^2}{n-1}$	515	100	358	199	356	39	181
Coeff. de dispersion $a = \frac{S^2-m}{m^2}$	0,27	0,61	0,69	1,10	0,93	0,65	0,50
Coeff. de surdispersion $C = \frac{S^2}{m}$	12	9	16	15	19	6	10
Ecart type $S = \sqrt{\frac{\sum e^2}{n-1}}$	23	10	19	14	19	6	13
Coeff. de variation $V = \frac{S}{m}$	0,55	0,83	0,86	1,08	1,00	0,86	0,72
m + 3 S	111	42	79	55	76	25	57

TABLEAU 20. Caractéristiques des distributions pour T. aequalis (Toutes valeurs)

	0-350m nuit	0-650m jour	0-650m nuit	0-900m jour	0-900m nuit	0-1 200m jour	0-1 200m nuit
Nombre d'observations n	27	19	48	16	40	49	50
Effectif E	1 247	717	1 466	766	1 096	1 500	1 888
Moyenne m	46	38	30	48	27	31	38
Variance $S^2 = \frac{\sum e^2}{n-1}$	678	722	497	1 423	529	429	439
Coeff. de dispersion $a = \frac{S^2-m}{m^2}$	0,30	0,47	0,52	0,60	0,69	0,41	0,28
Coeff. de surdispersion $C = \frac{S^2}{m}$	15	19	17	30	20	14	12
Ecart type $S = \sqrt{\frac{\sum e^2}{n-1}}$	26	27	22	38	23	21	21
Coeff. de variation $V = \frac{S}{m}$	0,57	0,71	0,73	0,79	0,85	0,68	0,55
m + 3 S	124	119	96	162	96	94	101

Aucune relation nette n'a été mise en évidence entre a et m ; autrement dit, il ne semble pas que le groupement des individus se fasse plus dense lorsque la population est plus nombreuse. Une telle relation s'observe cependant dans deux cas qu'il convient de signaler afin de préciser leur signification :

- lorsqu'on utilise le coefficient $C = S^2/m$ comme mesure de la dispersion, on constate une relation significativement positive avec m. Cette corrélation, ainsi que nous l'avons montré précédemment, représente un artefact de calcul inhérent à la définition du coefficient C, qui n'est pas indépendant de l'effectif.

- lorsqu'on utilise toutes les valeurs, on constate une corrélation positive entre a et m pour les espèces à essaims. Cette corrélation ne fait que traduire une évidence : l'essaim, cas limite de surdispersion, entraîne une valeur élevée de a, tandis que l'effectif énorme qu'il implique dans les récoltes provoque une augmentation importante de m.

La signification d'une éventuelle corrélation entre l'abondance d'une population et sa surdispersion devra par conséquent être soigneusement recherchée.

2. Les variations nycthémérales des récoltes

On sait que, dans leur très grande majorité, les organismes planctoniques et micronectoniques effectuent des migrations verticales journalières qui rendent pratiquement désertes les couches superficielles pendant les heures d'ensoleillement (cf. chapitre Distributions verticales). Il s'ensuit que des récoltes prélevées dans ces couches, de jour d'une part, de nuit d'autre part, se révèleront très dissemblables, et présenteront une variation nycthémérale qui sera le reflet des déplacements verticaux des organismes (cf. AIZAWA et MARUMO 1967) ou de leursplus ou moins grandes aptitudes à éviter l'engin de capture en fonction de l'éclairement ambiant (BRINTON 1967 a et b, TANIGUCHI 1969).

Dans l'établissement d'un plan de croisière, l'existence des variations nycthémérales constitue évidemment un état de fait de première importance : si les récoltes diurnes et nocturnes ne peuvent être comparées entre elles, on est contraint de ne retenir, pour un programme déterminé, qu'une seule de ces deux catégories (en général les stations nocturnes qui permettent des traits moins profonds),ce qui implique soit un très grand espacement entre

deux stations consécutives si le bateau fait route pendant la journée, soit une très faible extension géographique de la croisière si la route journalière est limitée à la distance souhaitée entre deux stations.

Pour échapper à ces contraintes, on est naturellement conduit à rechercher un mode de prélèvement qui atténue ou, si possible, supprime, la différence existant entre les récoltes diurnes et nocturnes. La première idée dans ce sens consiste à effectuer des traits de plus en plus profonds jusqu'à obtenir un rapport Jour/Nuit = 1 lorsque le filet parcourt toute la couche verticale occupée par les animaux, aussi bien de jour que de nuit. C'est le principe qui a été mis en application au cours du cycle des croisières "Bora", puisque des stations de jour et de nuit à 0-300m et 0-900m ont été effectuées au cours de "Bora" I et II, 0-600m à "Bora" III et 0- 1 200m à "Bora" IV.

Le tableau 21 exprime les valeurs moyennes pour les différentes espèces du rapport Jour/Nuit d'individus récoltés en fonction de la profondeur des traits. L'analyse de ces résultats conduit aux conclusions suivantes :

- les variations nycthémérales des récoltes représentent la conjonction de phénomènes biologiques (migrations verticales journalières des organismes) et d'artefacts méthodologiques liés aux techniques de prélèvement. En effet, si on explique bien l'existence d'une majorité de rapports inférieurs à 1 pour les traits 0-600m, provoqués par le fait qu'une partie de la population se trouve plus profondément de jour, et si la fréquence des rapports voisins de 1 pour les traits 0-900m semble confirmer que cette profondeur correspond à l'immersion diurne maximale de la plupart des espèces, et justifier le bien fondé du raisonnement initial, on voit mal en revanche, en première analyse, pourquoi une très forte majorité de rapports nettement inférieurs à l'unité réapparaissent pour les traits 0-1 200m. On constate en effet que 12 espèces sur 17 présentent un rapport compris entre 0,8 et 1,2 pour les traits 0-900m, où 3 espèces seulement ont un rapport inférieur à 0,8; au contraire, 10 et 11 espèces respectivement ont un rapport inférieur à 0,8 pour les traits 0-600m et 0-1 200m (ROGER 1968 b).

Que se passe-t-il en réalité ? Deux caractéristiques techniques des prélèvements permettent de le déterminer. Nous avons vu en effet (cf. chapitre Méthodes) que, d'une part le trajet du filet au cours de la station comprend un "palier" horizontal à l'immersion maximum, dont la longueur représente 12 à 18 % de l'ensemble du trait, et qui conduit par conséquent à un suréchantillonnage de la profondeur correspondante par rapport aux autres immersions; d'autre part, que la partie terminale du chalut,

TABLEAU 21. Rapports Jour/Nuit des nombres moyens d'individus capturés par station selon la profondeur du trait (d'après 40 stations de "Bora" I - III - IV).

Espèces	0-650m	0-900m	0-1 200m
T. tricuspidata*	0,40	0,58	0,49
T. aequalis	0,80	1,14	1,12
T. orientalis	1,76	1,00	1,07
T. monacantha	1,15	1,22	0,58
T. pectinata	1,29	1,14	0,80
S. abbreviatum*	0,14	0,50	0,16
S. maximum	0,45	0,80	0,47
S. elongatum	0,30	1,00	0,42
S. longicorne	0,78	0,47	0,53
E. diomedae*	0,11	0,91	0,20
E. paragibba	0,55	1,06	0,81
N. tenella	0,85	1,08	0,71
N. gracilis	0,65	1,06	0,60
N. microps	0,48	1,54	0,51
N. sexspinosus	0,66	1,00	0,29
N. boopis	0,77	1,17	1,14
B. amblyops	0,08	4,00	0,78

* Espèces "à essaims".

constituée par les mailles relativement fines (1mm) d'un filet à plancton, provoque un "mur" de pression devant lequel butent les animaux : ceux-ci sont donc amenés à tourbillonner dans le chalut devant l'entrée de la partie terminale fine, et ont tendance à s'éliminer progressivement en fonction du temps au travers des larges mailles de 4mm. Ces points étant posés, la situation se présente de la manière suivante :

- au cours des traits 0-600m, les stations de nuit parcourent la totalité de la couche verticale occupée par les animaux, alors que les stations diurnes n'atteignent pas la fraction apparemment importante de la population qui se situe en-dessous de cette profondeur pendant les heures d'ensoleillement. Les rapports Jour/Nuit inférieurs à 1 sont donc les plus fréquents.

- pendant les traits 0-900m, le palier horizontal se situe de jour dans la zone de présence maximale des organismes, et conduit à une surestimation de la population, qui compense la perte importante d'animaux au travers des mailles de 4mm au cours de la longue remontée. De nuit, les individus se trouvant dans une zone plus superficielle, le palier se place dans une couche profonde dépeuplée, mais par ailleurs la présence de la population à proximité de la surface diminue considérablement le temps que les animaux passent dans le chalut, et par conséquent les pertes par échappement. La conjonction de ces deux phénomènes conduit à une majorité de rapports J/N proches de l'unité.

- au cours des traits 0-1 200m, le palier se situe, de jour comme de nuit, plus profondément que la masse des organismes, et rien ne vient compenser le fait que, les animaux étant plus profonds de jour, une proportion plus importante que de nuit en est perdue au cours de la remontée : les rapports Jour/Nuit retrouvent, pour la plupart d'entre eux, des valeurs très inférieures à l'unité.

Nous ajouterons trois remarques complémentaires :

- l'évitement des animaux devant le filet, souvent considéré comme plus important de jour que de nuit, est généralement retenu comme responsable principal des différences observées entre l'abondance des récoltes diurnes et nocturnes (BRINTON 1966, AIZAWA et MARUMO 1967...). Dans le cas Euphausiacés-Midwater Trawl, ce phénomène ne semble pas revêtir une importance primordiale; en effet, si tel était le cas, on devrait, pour une espèce donnée, trouver, en moyenne, un rapport Jour/Nuit plus faible pour les individus de grande taille que pour ceux de petite taille. Le tableau 22 tend au contraire à prouver que l'inverse se produit très généralement : ceci montre que le phénomène prépondérant est bien celui de l'échappement au travers des mailles, qui influe d'autant plus que la taille des organismes est plus réduite.

On conçoit en effet que dans le cas Euphausiacés - Midwater Trawl, l'évitement diurne ne soit guère supérieur à ce qu'il est de nuit, d'une

TABLEAU 22. Rapports Jour/Nuit des nombres moyens d'individus capturés par station au cours des croisières "Cyclone" II à VI (traits O-1 200m), (28 stations de jour - 31 stations de nuit).

Espèces	Effectif total	Taille des individus	Rapport J/N
T. tricuspidata	2 372	petits (G.T. 0,7 à 2,0)	— 0,60
		grands (G.T. 2,0 à 3,5)	— 0,86
		Total	 0,73
T. monacantha	698	petits (G.T. 0,9 à 2,5)	— 1,28
		grands (G.T. 3,0 à 3,5)	— 1,37
		Total	 1,34
T. aequalis	2 417	petits (G.T. 0,7 à 1,6)	— 0,79
		grands (G.T. 2,0 à 3,0)	— 1,03
		Total	 0,92
E. diomedae*	14 322	petits (G.T. 0,7 à 1,2)	— 0,28
		grands (G.T. 1,6 à 2,5)	— 0,24
		Total	 0,28
E. paragibba	1 650	petits (G.T. 0,7 à 0,9)	— 0,88
		grands (G.T. 1,2 à 2,0)	— 1,07
		Total	 1,03
N. tenella	3 504	petits (G.T. 0,7 à 1,2)	— 0,77
		grands (G.T. 1,6 à 2,5)	— 1,01
		Total	 0,85

* l'essaim de 4 081 individus à la station 9 de "Cyclone" II (station diurne) n'a pas été retenu ici.

part, en raison de la grande profondeur de l'habitat diurne des Euphausiacés où l'intensité lumineuse est extrêmement réduite, d'autre part, à cause des grandes dimensions et de la vitesse de pêche élevée de l'engin.

- l'existence de rapports Jour/Nuit particulièrement faibles pour les espèces à essaims n'implique pas forcément une incidence du mode de groupement des organismes sur l'efficacité de la capture, mais découle peut-être plus simplement de l'occurrence essentiellement nocturne des essaims.

- il faut enfin remarquer que la variabilité des résultats demeure très forte malgrè le nombre relativement élevé de données qui ont été analysées.

On constate en particulier que le rapport Jour/Nuit pour T. monacantha dans les traits 0-1 200m est évalué à 0,58 d'après "Bora" IV (tableau 21) et à 1,34 d'après les résultats des croisières "Cyclone" (tableau 22). Il ne peut donc être question d'établir autre chose que des faits très généraux.

En conclusion de cette analyse, on peut penser que des rapports Jour/Nuit sensiblement égaux à l'unité peuvent être obtenus sous les conditions suivantes :

1) effectuer des traits obliques dont le palier se trouve, de jour comme de nuit, en-dessous de la couche verticale occupée par les organismes à capturer.

2) utiliser un filet dont les mailles se révèlent suffisamment fines pour éviter toute perte excessive d'individus au cours de la remontée de l'engin. En première approximation, on peut estimer qu'une maille retient 50% des animaux qui ont la même dimension qu'elle (cf. SAVILLE 1958), ce pourcentage pouvant varier sensiblement en fonction de la morphologie des organismes considérés et du temps de contact entre les individus et le filet. L'emploi de mailles trop fines entraînant une forte résistance à l'avancement et imposant par conséquent une faible vitesse de traction qui augmente les chances d'évitement des gros organismes, ce point est en fait un compromis à réaliser. Dans la pratique, il suffira, l'engin de récolte étant choisi, de ne considérer pour l'interprétation que les animaux d'une taille telle que l'échappement au travers des mailles soit négligeable.

—

E) Les variations saisonnières

Nous ne ferons qu'aborder, dans ce paragraphe, ce qui constitue certainement le point essentiel d'une étude qui se propose d'envisager la biologie d'organismes marins, puisque nous ne considérons ici que les variations saisonnières globales des différentes espèces : l'évolution annuelle des caractères biologiques de la population (groupes de tailles, stades ovariens) sera traitée au cours du chapitre VI.

Point fondamental en effet : beaucoup plus que les caractéristiques de l'environnement, ce sont leurs fluctuations temporelles qui influent sur la biologie des animaux. De même que le rythme saisonnier est le moteur premier des phénomènes biologiques des mers froides et tempérées, son absence confère aux mers chaudes leurs caractères essentiels.

Il ne manque pas d'auteurs pour avoir souligné combien la recherche des cycles biologiques en milieu tropical, aux différences saisonnières absentes ou atténuées, demeure difficile, voire inaccessible : BLACKBURN (1966) considère que les variations quantitatives du zooplancton dans le Pacifique tropical est ne montrent pas de fluctuations saisonnières très marquées, et insiste sur l'importance de déceler les cycles biologiques au niveau des espèces; HANSEN (1910), au cours de l'expédition du SIBOGA, note la présence de larves de T. tricuspidata tout au long de l'année et conclut à une reproduction permanente; BRINTON (1960), HEINRICH (1961, 1962 a et b et 1963), constatent que les Euphausiacés et les Copépodes des mers chaudes sont représentés par des populations dont les structures d'âges sont à peu près invariables, conséquence d'une reproduction continue, même lorsque le milieu physique présente des fluctuations saisonnières (BRINTON 1963); PONOMAREVA (1969) aboutit aux mêmes conclusions pour l'Océan Indien, KING (1954) et KING et IVERSEN (1962) pour le Pacifique équatorial central, KING et HIDA (1957 a) pour les Hawaii. ISTOSHIN (1966) remarque que, le soleil passant au zénith deux fois dans l'année à l'équateur, il y a "deux étés et deux hivers" du point de vue climatique, tandis que BOGOROV (1960) considère qu'au point de vue biologique il n'y a pas d'hiver et que l'été dure huit mois. VINOGRADOV, GITELZON et SOROKIN (1970) admettent que les variations saisonnières en mers tropicales ne sont pas significatives, les facteurs d'enrichissement (upwelling et divergences) y étant permanents, au contraire de ceux des eaux tempérées (fluctuations climatiques).

Certains auteurs introduisent cependant des variantes dans ce thème de la monotonie : PONOMAREVA (1969), dans l'Océan Indien tropical, estime que

si la reproduction s'effectue bien de façon continue pour l'ensemble d'une population, cette permanence est en fait la résultante des cycles de chacun des individus qui ne sont pas synchrones; la même idée avait été exposée par DROBYSHEVA (1967) pour les Euphausiacés de la Mer de Barents en été, et par GIESE (1959) pour les invertébrés marins en général. BRINTON (1962 b) considère qu'en zone équatoriale les variations faunistiques traduisent les mouvements des masses d'eau.

Toutefois, une analyse plus serrée a conduit certains auteurs à remarquer, en dépit d'une très grande variabilité d'une année à l'autre, une certaine alternance saisonnière en liaison avec le régime des Alizés : en ce qui concerne le courant Sud-Equatorial qui nous intéresse (centré sur 0°), l'affaiblissement des vents en novembre-mars (été austral), entraîne celui de la divergence équatoriale, et par contrecoup, celui de la richesse planctonique (BOGOROV 1941, KING et HIDA 1957 b, BOGOROV et VINOGRADOV 1960); le zooplancton atteint au contraire sa pleine abondance durant l'hiver austral (juillet-novembre) (toutefois, la divergence équatoriale, saisonnière dans le Pacifique ouest, se révèle sensiblement permanente dans le Pacifique central). OWEN et ZEITZSCHEL (1970) décèlent même des variations saisonnières significatives de la production primaire dans le Pacifique tropical est.

Aussi bien la recherche de toute variation susceptible d'entraîner un "marquage" quelconque des populations revêt-elle une extrême importance.

Les données retenues ne concernent que la zone équatoriale : d'une part, ce sont ses populations qui seront étudiées au point de vue biologique; d'autre part la zone tropicale n'a été explorée qu'à l'aide de techniques trop disparates (croisières "Bora") dont le manque d'homogénéité risque de masquer les faibles fluctuations biologiques à rechercher. Nous disposons donc :

- à 170°E, des stations de 0° à 3°S des croisières "Cyclone" II à VI, soit 52 prélèvements au total, centrés sur les dates 30 mars/5 mai/14 juin/20 juillet/3 septembre. Les stations plus au sud que 3°S ont été éliminées comme s'écartant trop de la zone équatoriale dans le cadre du sujet traité. Tous les traits sont profonds (0-1 200m) et ont été effectués à raison de 6 par 24h.

- à 135-155°W, des stations 0-500m à 0-1 200m de nuit des croisières "Caride" I à IV et 15 stations 0-250 à 0-950m de nuit de la croisière "Caride" V, soit 99 traits au total, centrés sur les dates 1er octobre/5 décembre/25 février/1er juillet/24 septembre.

En dépit du nombre relativement élevé de stations utilisables et de la grande homogénéité méthodologique de l'ensemble, les lacunes de ce matériel sont évidentes : à 170°E, une période de six mois à peine est couverte, tandis qu'à 135-155°W, où l'année entière est explorée, un laps de temps très important, dû naturellement à l'échelle géographique considérable du milieu, sépare deux croisières consécutives. De plus, un seul navire ayant dû assurer ce programme écrasant, les prélèvements à 170°E datent de 1967 tandis que ceux de 135-155°W ont été effectués en 1968/69; dans un milieu équatorial aux cycles saisonniers très atténués, ce décalage annuel peut s'avérer catastrophique. Il n'est pas exclu en effet dans ces conditions que des fluctuations apériodiques se révèlent les facteurs déterminants des variations biologiques; s'il en était ainsi, il deviendrait impossible de relier deux séries d'observations dont les datations respectives seraient différentes et plus ou moins irrégulières. Ces problèmes prendront toute leur acuité au moment où nous tenterons de déterminer les cycles biologiques.

Quoi qu'il en soit, et en dépit de leurs limitations, ces données représentent à notre connaissance les observations saisonnières les plus cohérentes qui aient été effectuées jusqu'ici dans ces régions.

Les tableaux 23 et 24 exposent les résultats obtenus, c'est-à-dire le nombre moyen d'individus de chaque espèce capturés par station au cours des différentes croisières, à 170°E d'une part, à 135-155°W d'autre part. Pour les croisières "Caride" (CA) (135-155°W) les effectifs ont été corrigés en fonction des indications du débitmètre, et ramenés à un parcours de 10 000 mètres; en effet, des différences sensibles de méthodologie d'une croisière à l'autre ont abouti, pour les deux cas extrêmes, à un trajet moyen de 8 650m par station pour CA II et 2 963m pour CA V, soit un écart chiffrable par un coefficient de 2,9. Pour les croisières "Cyclone" (C) au contraire, et compte tenu du fait que le débimètre occupait des positions différentes au cours de C II et C III d'une part, C IV, C V et C VI d'autre part (cf. Annexe I), la différence de trajet moyen par station entre les deux cas extrêmes n'excède pas un facteur de 1,1 et aucune correction n'a été appliquée aux effectifs réellement capturés.

Le tableau 25 exprime l'amplitude de la variation saisonnière des différentes espèces, en établissant pour chacune le rapport entre les effectifs de la croisière la plus riche et ceux de la croisière la plus pauvre.

TABLEAU 23. Variations saisonnières à 170°E - Nombres moyens d'individus par station.

	Mars 67 C II	Mai 67 C III	Juin 67 C IV	Juil.67 C V	Sept.67 C VI	Moyenne (m)
T. cristata	2,3	2,0	2,1	2,0	1,4	2,0
T. tricuspidata	59	37	21	24	27	34
T. orientalis	8,9	11	9,8	14	13	11
T. monacantha	17	11	8,6	17	15	14
T. pectinata	5,2	3,2	3,2	5,3	5,2	4,4
T. aequalis	41	27	27	58	46	40
S. abbreviatum	17	2,5	17	10	25	14
S. elongatum	3,6	3,5	4,9	4,3	5,3	4,3
S. affine	13	6,3	14	10	17	12
S. longicorne	5,6	2,9	5,2	7,1	4,1	5,0
E. diomedae	574	344	418	303	374	403
E. paragibba	29	23	22	42	39	31
E. tenera	74	44	85	47	69	64
N. tenella	67	66	46	63	62	61
N. microps	68	35	31	40	63	47
N. gracilis	41	28	18	33	14	27
N. boopis	19	16	17	19	25	19
TOTAL	1 045	662	750	699	805	792
Nombre d'espèces > m	13	3	7	8	12	-

TABLEAU 24. Variations saisonnières à 135-155°W - Nombres moyens d'individus par 10 000 mètres.

	Oct. 68 CA I	Déc. 68 CA II	Fév. 69 CA III	Juin 69 CA IV	Sept.69 CA V	Moyenne (m)
T. cristata	1,0	0,3	0,1	0,1	0	0,3
T. tricuspidata	117	65	46	50	17	59
T. orientalis	1,9	2,0	1,6	2,1	2,7	2,1
T. monacantha	34	38	16	17	16	24
T. pectinata	4,5	7,4	4,5	7,3	2,2	5,2
T. aequalis	37	35	31	18	17	28
S. abbreviatum	110	15	31	18	6,5	36
S. elongatum	1,0	0,5	0,1	0,1	0	0,3
S. affine	26	69	82	45	14	47
S. longicorne	8,6	3,5	4,9	3,2	7,6	5,6
E. diomedae	434	727	657	511	728	611
E. paragibba	66	52	31	70	23	48
E. tenera	180	121	126	236	458	224
N. tenella	22	18	19	33	20	22
N. microps	62	64	40	36	8,5	42
N. gracilis	187	126	92	80	43	106
N. flexipes	3,9	29	14	3,8	3,4	11
N. boopis	5,8	3,6	4,9	4,2	1,7	4,0
TOTAL	1 302	1 376	1 201	1 135	1 369	1 277
Nombre d'espèces > m	12	12	5	5	5	-

TABLEAU 25. Amplitude des variations saisonnières (moyenne de la croisière la plus riche/moyenne de la croisière la plus pauvre).

Espèces	135 - 155°W	170°E
S. abbreviatum	17*	10*
N. flexipes	8,5	-
N. microps	7,5	2,2
T. tricuspidata	6,9	2,8
S. affine	5,9	2,7
N. gracilis	4,3	2,9
E. tenera	3,8	1,9
T. pectinata	3,4	1,7
N. boopis	3,4	1,6
E. paragibba	3,0	1,9
S. longicorne	2,7	2,4
T. monacantha	2,4	2,0
T. aequalis	2,2	2,1
N. tenella	1,8	1,5
E. diomedae	1,7	1,9
T. orientalis	1,7	1,6
T. cristata	**	1,6
S. elongatum	**	1,5
TOTAL	1,2	1,6

* valeurs élevées dues à l'hétérogénéité des distributions

** effectifs très faibles.

L'analyse de l'ensemble de ces données conduit aux conclusions suivantes :
on décèle une différence de nature entre les variations observées à 170°E d'une part et à 135-155°W d'autre part :

- à 170°E, l'amplitude des variations au niveau des espèces est faible, mais ces fluctuations sont synchrones, de sorte que leurs effets s'additionnent et aboutissent à une amplitude notable au niveau des richesses globales : l'appauvrissement marqué en mai est ressenti aussi bien par la quasi-totalité des espèces que par le nombre total d'Euphausiacés qui est près de deux fois moindre que celui trouvé deux mois auparavant : alors qu'au cours de C II, 13 espèces présentaient une abondance supérieure à leur moyenne annuelle, 3 seulement se trouvent dans ce cas à C III. Une lente remontée des effectifs se produit à C IV, C V et C VI au cours desquelles respectivement 7, 8 et 12 espèces sont mieux représentées que leur moyenne annuelle.

On peut donc noter dans le Pacifique ouest une chute brutale en mai, qui est due (cf. ch. Ecologie) à l'intrusion des eaux originaires du nord de la Nouvelle-Guinée; les rythmes biologiques y subissent une influence commune, d'origine écologique, qui les synchronise.

- à 135-155°W, au contraire, on observe paradoxalement, d'un part, une amplitude de variation saisonnière assez forte au niveau des espèces, d'autre part, une constance remarquable de la richesse globale puisque les nombres moyens d'individus par trait standard de 10 000m s'élèvent à 1 302 (oct. 68), 1 376 (déc. 68), 1 201 (fév. 69), 1 135 (juin 69) et 1 369 (sept. 69). Ce dernier point confirme la grande permanence du milieu dans le temps, et ne vient pas appuyer l'assertion selon laquelle, dans cette région, la période décembre-juin est plus pauvre que juillet-novembre (BOGOROV 1941; KING et HIDA 1957 b; BOGOROV et VINOGRADOV 1960). En l'absence de fluctuations du milieu susceptibles de synchroniser les cycles (rappelons néanmoins que OWEN et ZEITZSCHEL 1970 y admettent des variations saisonnières significatives de la production primaire), les différentes espèces paraissent donc évoluer indépendamment les unes des autres, les pics se manifestant à l'une ou l'autre saison selon l'espèce considérée.

On doit enfin remarquer que les rythmes temporels ne peuvent y être qualifiés de saisonniers que par analogie avec la situation des eaux tempérées, sans pour autant suivre une chronologie saisonnière. On observe en particulier que, au cours de CA I, 12 espèces sont plus abondantes que leur moyenne annuelle, 8 d'entre elles y montrant leur valeur la plus forte;

à CA V au contraire, effectuée un an plus tard à la même saison, 13 espèces sur 18 y sont représentées par leur plus faible valeur annuelle.

Quoi qu'il en soit, compte tenu de la variabilité importante de l'échantillonnage, on voit que la recherche d'une évolution temporelle dans le Pacifique équatorial ne peut se situer sur un plan de certitude : il sera nécessaire d'accumuler les présomptions, de rechercher des séries concordantes (par exemple entre groupes de tailles et maturation ovarienne) avant de proposer une hypothèse, qui devra en tout état de cause, rester soumise aussi souvent que possible à l'épreuve des faits.

—

IV. LES DISTRIBUTIONS VERTICALES DANS LES COURANTS EQUATORIAUX DU PACIFIQUE

1. Position du problème

1.1. Importance et signification des distributions verticales

L'existence d'un mouvement nycthéméral de la majorité des organismes planctoniques a été reconnue dès les premiers travaux entrepris au siècle dernier. Le phénomène est en effet flagrant, et représente une gageure écologique, puisqu'il amène les organismes à parcourir journellement une gamme très vaste d'environnement physique.

Dans le Pacifique équatorial, ces conditions sont portées à leur paroxysme en raison d'une stratification extrêmement marquée; la figure 44 schématise la distribution verticale des températures à 140°W et à 170°E. On voit qu'un individu effectuant une migration nycthémérale modeste de 100 à 300m seulement sera amené à subir à quelques heures d'intervalle une variation de température d'une douzaine de degrés au moins, pour ne parler que du paramètre le plus accessible à la mesure.

La répartition verticale des organismes implique bien d'autres conséquences importantes. Si l'on se reporte à la figure 2, on constate que, selon leur niveau d'immersion, les animaux seront entraînés dans un sens ou dans l'autre par des courants de directions opposées, dont les vitesses relatives dépassent fréquemment 3 noeuds. Dès lors, selon que tel stade, tel groupe de tailles, sexe, état physiologique etc... correspondra à un niveau vertical moyen différent des autres, tous les schémas de dispersion de la population deviennent possibles, en fonction de paramètres biologiques.

Il est également certain que la signification trophique d'une espèce est tout autant sous la dépendance de sa répartition verticale que de sa taille ou de sa valeur nutritive. Le cas des Euphausiacés précisément paraît assez net sur ce point : l'examen des contenus stomacaux des thons (se reporter au chapitre Prédateurs) montre que les Euphausiacés ne constituent pour eux qu'une nourriture très accessoire, contrairement aux Amphipodes par exemple. Il semble que l'une des causes principales de ce fait réside dans la distribution verticale des animaux : les thons ne se nourriraient que de jour en subsurface (0-300m), alors que les Euphausiacés ne se trouvent dans cette couche que de nuit, à une heure où les thons ne s'alimentent pas.

On peut déduire de ces quelques remarques que les distributions verticales constituent un point fondamental à considérer, tant au point de vue écologique que biologique.

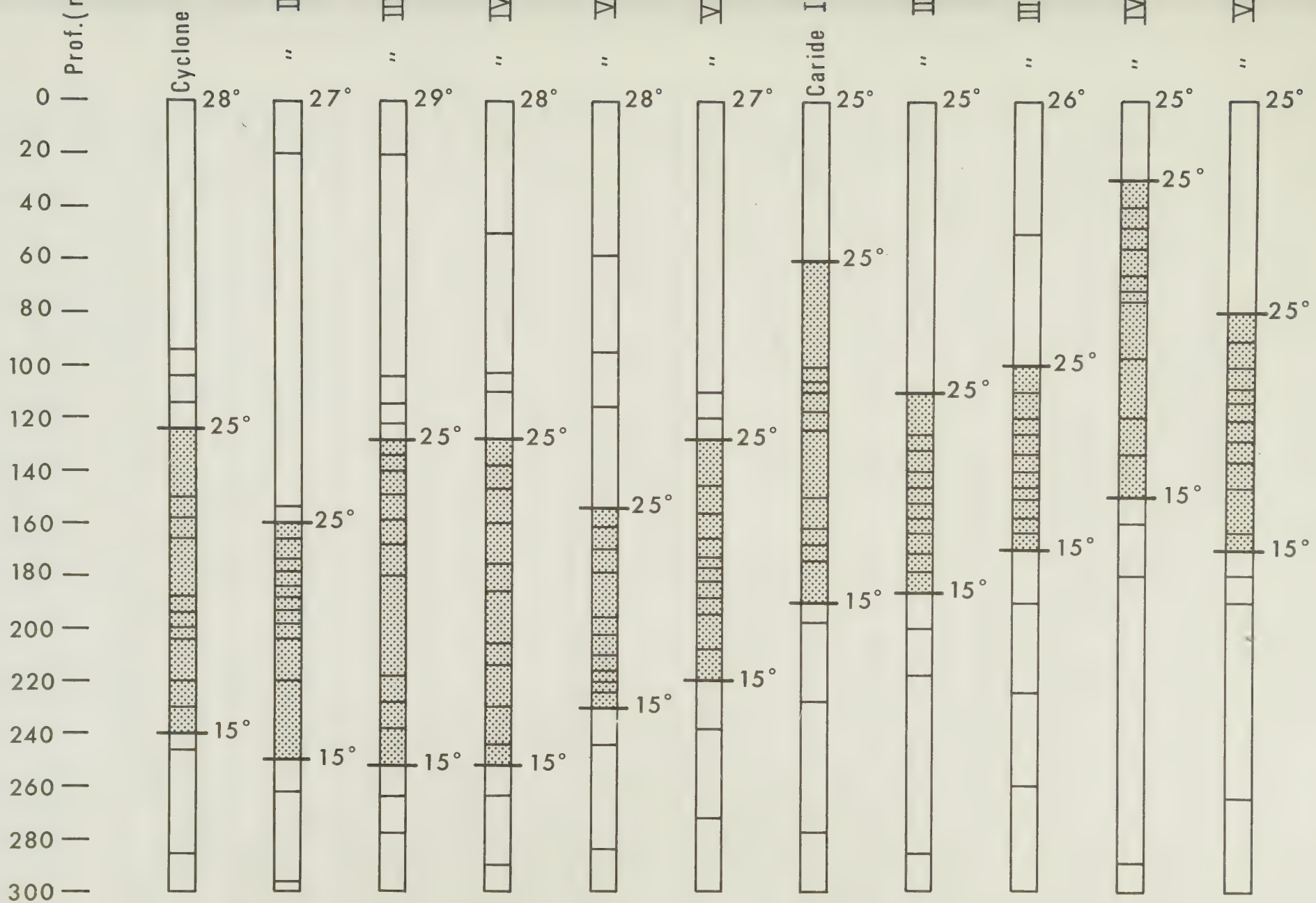


Fig. 44 – Stratification thermique dans le Pacifique Equatorial.

1.2. Revue de la littérature

L'établissement d'une bibliographie sur ce sujet est particulièrement délicat, tant en raison de l'énorme volume des publications qui s'y rapportent que de leurs aspects généralement touffus, imprécis, voire contradictoires. Des principes généraux peuvent néanmoins en être dégagés.

1.2.1. Causes et conséquences des migrations verticales

L'influence de la lumière est si flagrante qu'elle est très généralement considérée comme la principale cause directe de la migration nycthémérale : BODEN et KAMPA (1967), BODEN, KAMPA et ABBOT (1959 et 1961), notent que la D S L suit un isolume déterminé; BACKUS, CLARKE et ASA WING (1965), SHERMAN et HONEY (1970), remarquent la remontée brutale des organismes au cours d'une éclipse de soleil, un tel comportement s'observant aussi en cas d'augmentation brusque de la nébulosité (GRANDPERRIN 1969). RINGELBERG (1961) considère que les mouvements de la DSL sont commandés par les variations ($\Delta I/I$) d'intensité lumineuse. BOGOROV (1946) constate que dans les régions polaires la migration nycthémérale ne se produit qu'au cours des saisons où existe l'alternance jour/nuit. La recherche d'une illumination optimale a été proposée par plusieurs auteurs (CUSHING 1951; ITOH et ANAOKA 1968) tandis que l'action prépondérante de l'éclairement, combinée néanmoins avec d'autres facteurs, a été reconnue par beaucoup : CLARKE et BACKUS (1956 et 1964) admettent d'autres influences que celles de la lumière; pour HARRIS et WOLFE (1956) l'intensité lumineuse joue sur le sens du phototactisme, tandis que l'association géotactisme-phototactisme est suggérée par FOXON (1940), GHIDALIA et BOURGOIS (1961), HARRIS (1953); l'action conjointe de la luminosité et de la température est soulignée par LEWIS (1954), MOORE (1952 et 1962), MOORE et coll. (1953), MOORE et CORWIN (1956), TEAL (1966), TEAL et CAREY (1967 a), MAUCHLINE et FISHER (1969), tandis qu'un certain rôle de la pression est admis par KNIGHT-JONES et MORGAN (1966), RICE (1964), mais dénié par PEARCY et SMALL (1968), TEAL (1966), TEAL et CAREY (1967 a). Au sujet de la pression, KAZUO SANO (1959) constate la survie de Bryozoaires, de Mytilus et de Balanes, accrochés à la coque d'un bathyscaphe, après une plongée à 3 000 mètres.

L'habitat profond de certaines espèces migratrices ne semble pas incompatible avec l'hypothèse d'une action directe de l'intensité lumineuse : la lumière du jour a été décelée jusqu'à 800m et même 1 090m de profondeur dans les zones océaniques claires (WATERMAN et coll. 1939; CLARKE 1966; CLARKE et

BACKUS 1964); KAMPA (1965) remarque que l'oeil des Euphausiacés possède une structure particulièrement adaptée aux très faibles intensités lumineuses, la sensibilité maximale correspondant par ailleurs à la partie du spectre (bleu-vert) qui atteint ces profondeurs (KAMPA, BODEN et ABBOT 1959). McNAUGHT et HASLER (1964), travaillant sur Daphnia, admettent l'existence d'une relation linéaire entre le rythme d'activité et le logarithme de l'intensité lumineuse, la pente de cette courbe étant proportionnelle à la température.

Sans en être une des causes, d'autres caractéristiques de l'environnement semblent agir sur les migrations verticales de certains organismes, qui paraissent en effet bloquées ou ralenties par de forts gradients, thermocline en particulier (ARON 1962 a; HANSEN 1951; LANCE 1962; BRINTON 1967 b); HARDER (1968) note que les interfaces constituent des lieux d'accumulation des organismes, le facteur déterminant étant la densité. LACROIX (1961) établit, pour les Euphausiacés de la Baie des Chaleurs, que la vitesse de montée et la durée de leur séjour en surface sont d'autant plus grandes que la stratification thermique est peu marquée.

Si beaucoup d'auteurs admettent une influence prépondérante des facteurs physiques de l'environnement, d'autres font une place importante aux rythmes endogènes (RUDJAKOV 1970), l'alternance jour/nuit n'ayant qu'un rôle de métronome synchronisant les migrations (ENRIGHT et HAMNER 1967; HARRIS 1963). Enfin, certains chercheurs adoptent une position plus finaliste, suggérant que les déplacements verticaux ne représentent qu'un moyen utilisé par les individus dans le but de se déplacer géographiquement en utilisant les courants, à la recherche d'un milieu plus favorable (WOODMANSEE, 1966) ou de zones plus riches en nourriture (BAINBRIDGE 1953). Lorsque les différents stades n'ont pas la même immersion moyenne, ils subissent une dispersion qui peut les entraîner à des distances considérables (ROGER 1967 b et c; SCHELTEMA 1966; BURUKOVSKIY 1967; ORR et MARSHALL 1969). VORONINA (1964 a) attribue à la conjonction des courants créés par la divergence équatoriale et à la migration nycthémérale des organismes le rassemblement sur l'équateur d'une biomasse planctonique et micronectonique élevée.

L'importance quantitative des populations migratrices et l'ampleur de leurs déplacements verticaux confèrent à ce comportement un rôle essentiel dans l'apport accéléré aux couches profondes des pigments synthétisés en subsurface (NEMOTO 1968) et de la matière organique produite dans les riches couches superficielles (JØRGENSEN 1966; TCHINDONOVA 1959; VINOGRADOV 1961 et 1962).

L'idée d'une double motivation a souvent été avancée, les animaux gagnant de nuit les couches superficielles pour se nourrir, se réfugiant de jour dans des zones où la prédation est moins intense (PEARCY 1970; BAIN - BRIDGE in WATERMAN 1960 etc...), bénéficiant ainsi de conditions optimales pour les différentes phases physiologiques. Se basant sur des modèles mathématiques, Mc LAREN (1963) montre que la nutrition à température élevée, couplée à une phase d'assimilation à température basse fait bénéficier l'espèce migratrice d'un "bonus" énergétique d'autant plus important que la température de nutrition est élevée; ce bonus sera utilisé pour d'autres fonctions vitales (croissance, maturation sexuelle etc...). SMALL, HEBARD et McINTYRE (1966) ont repris la même idée.

Enfin, la conséquence la plus directe de la migration verticale est de soumettre les individus à des variations considérables de l'environnement. Nous avons évoqué au début de ce chapitre les stratifications thermiques; LONGHURST (1967 a) note que E. eximia, dans le Pacifique est, passe quotidiennement d'un milieu à 5ml/l d'oxygène à un autre à 0,2 ml/l.

Toutefois, les effets des déplacements verticaux se font sentir différemment selon les espèces : d'après TEAL (1966) et TEAL et CAREY (1967 a), les espèces mésopélagiques sont capables de s'adapter au milieu profond (en particulier l'augmentation de la pression vient accélérer le processus respiratoire ralenti par la baisse de température) alors que tel n'est pas le cas pour les espèces épipélagiques.

1.2.2. Les données acquises

Abstraction faite des erreurs toujours possibles et des méthodologies imparfaites, la littérature disponible amène à constater qu'une même espèce présente des répartitions verticales dissemblables selon les régions, soit du fait d'une adaptation à des conditions locales particulières (BODEN et KAMPA 1965), soit en raison d'une structure hydrologique spéciale; ainsi, de nombreux auteurs ont noté que les organismes se trouvent en général à une profondeur moindre dans les zones d'upwelling (HEINRICH 1960; BANSE 1964; VINOGRADOV et VORONINA 1966). Des fluctuations erratiques à très court terme peuvent également se produire en fonction de paramètres plus ou moins indéterminables amenant des changements dans les distributions verticales de plusieurs centaines de mètres d'un jour à l'autre pour une espèce donnée (WATERMAN et coll. 1939). Ces remarques conduisent à la conclusion qu'il est risqué de se fier aux acquis antérieurs dès qu'on recherche une certaine précision; en conséquence, dans toute la mesure du possible, l'étude des répar-

titions verticales devra être reprise pour chaque recherche particulière, d'autant plus que les résultats obtenus dépendent pour une large part de la méthodologie employée : avec de petits filets par exemple, la différence entre les capacités diurne et nocturne d'évitement des organismes sera particulièrement sensible et conduira à des estimations erronées (BRINTON 1966 et 1967 b; AIZAWA et MARUMO 1967).

En dépit de ces prémices peu favorables aux généralisations, quelques grandes caractéristiques peuvent être dégagées. Tout d'abord, il semble que les populations migrantes ne se stabilisent à une profondeur donnée que quelques heures par jour, se déplaçant verticalement tout le reste du temps (GRANDPERRIN 1969; FRANQUEVILLE 1970), mais que, globalement, elles ne représentent qu'une fraction de l'ensemble du peuplement : les couches subsuperficielles demeurent les plus riches, quelle que soit l'heure du prélèvement, lorsqu'on considère les petites formes purement planctoniques. JOHNSTON (1962) a établi qu'il existe une relation à peu près linéaire entre la profondeur et le logarithme du nombre d'animaux; BANSE (1964) estime que 50% des individus retenus par les filets en mailles de 0,3mm, et tout le plancton plus petit, ne quittent jamais la zone euphotique; tel est également l'avis de KING et HIDA (1955), BLACKBURN (1966), NAKAMURA (1967). Même si l'on considère les formes migratrices, de plus en plus d'auteurs s'accordent à penser qu'une partie seulement de la population effectue la migration chaque jour : les larves restent constamment en surface, la migration ne s'établissant que progressivement avec l'âge (BRINTON 1962 b; PONOMAREVA 1963; BAKER 1959 ...); même parmi les adultes, une partie importante d'entre eux semble demeurer à la même immersion au cours de certaines phases physiologiques (HERMAN 1963; BAKER 1959; MAUCHLINE 1960; PONOMAREVA 1963) liées en particulier à la maturation sexuelle. Certains auteurs cependant n'ont pas mis en évidence de différences de comportement vertical en fonction de l'âge ou de l'état sexuel (LACROIX 1961; MAUCHLINE 1966 b). PONOMAREVA (1963) pense que même les individus se trouvant dans une phase migratrice n'effectuent pas de déplacements verticaux chaque jour, mais tout au plus un jour sur deux lorsque leurs besoins nutritifs les poussent à gagner les riches couches superficielles où ils seront soumis à une intense prédation. On constate en effet très souvent, dans la distribution verticale d'une espèce migratrice, un maximum superficiel important,suivi d'un maximum secondaire profond où la proportion des individus âgés est en général plus élevée; entre ces deux pics, une vaste zone d'absence ou de moindre abondance, incluant la thermocline qui apparaît comme particulièrement pauvre (LE RESTE 1969; AIZAWA et

MARUMO 1957; ANGEL 1968; BAKER 1970; LEAVITT 1935 et 1938; TREGOUBOFF 1958).

En ce qui concerne plus spécialement les Euphausiacés, on admet souvent qu'ils se répartissent schématiquement en deux groupes d'espèces : d'une part, les non migrateurs anatomiquement spécialisés. (Nematoscelis, Nematobrachion, Stylocheiron), d'autre part, les migrateurs peu spécialisés (Euphausia, Thysanopoda) (BAKER 1970; BRINTON 1966 et 1967 b). Ce dernier groupe est étroitement lié à la DSL, laquelle serait composée essentiellement d'Euphausiacés dans sa partie supérieure et de poissons micronectoniques dans sa partie inférieure, les deux groupes étant liés par un rapport de prédation (BODEN, KAMPA et ABBOT 1959 et 1961). Notons à ce sujet que les expériences en laboratoire et les observations in situ s'accordent pour attribuer à la DSL et aux Euphausiacés des vitesses de déplacement vertical sensiblement identiques (WATERMAN et coll. 1939; HARDY et BAINBRIDGE 1954; GRANDPERRIN 1969).

D'autre part, les observations directes par Bathyscaphe ou Soucoupe plongeante, aussi bien que les traits de chalut pélagique, localisent la masse des Euphausiacés au niveau de la DSL, située de jour vers 400-600 mètres, tandis que quelques individus atteignent des profondeurs bien plus considérables, 2 000 mètres au moins (ARON 1959; BERNARD 1955 et 1958; PERES 1958; TREGOUBOFF 1958).

Le tableau 26 recense les principales observations effectuées par les auteurs sur la distribution verticale des espèces qui se rencontrent dans le Pacifique équatorial et tropical.

2. Méthodes et Matériel

2.1. Méthodes de récolte en mer

Si la littérature traitant des répartitions verticales apparaît bien souvent très confuse, la faute en revient au moins autant aux difficultés techniques inhérentes au sujet qu'à la complexité du problème lui-même. En effet, si une telle étude peut s'appuyer, pour le petit plancton, sur des traits verticaux relativement simples à mettre en oeuvre et permettant une bonne précision sur les profondeurs, ce type de prélèvement se révèle tout à fait inadéquat pour la capture d'organismes agiles. On doit donc, dans ce cas, avoir recours aux traits horizontaux ou obliques, beaucoup moins précis, mais capables de collecter la faune désirée.

Lorsqu'on recherche la capture d'animaux aussi manifestement capables d'évitement que les Euphausiacés, le problème se complique encore bien

TABLEAU 26. Distributions verticales (en mètres). Les références auteurs et la signification des symboles sont données à la fin du tableau

Espèces - urs	E. tenera	E. gibboides	E. eximia	E. diomedae	E. paragibba	T. tricuspidata	T. aequalis ou subaequalis	N. microps
A	0-280	0-700	0-700	0-700		0-700	0-700	0-700
B		300-500	200-600				350-700	
C		0-200	0-20				0-250	
D	300-500	200-400				400-700	500-700	600-800
E	50	0-200				0-400	100-400	300-400
F	150-500			150-300		400-1 000	200-800	100-300
G	0-300			0-150		0-600	0-300	0-300
H				0-200				
I	0-500	0-500		0-2 000	0-500	0-500	0-2 000	0-2000
J	0-150 (1 500-2 100)			0-300 (700 - 1 500)		0-300 (700-2 100)		
K	0-300	100-500	0-500			200-1 000	100-500	Plus de 150
L	0-700	25-100				0-25	25-700	25-700
M		300-500 (400-500)					360-940 (380-620)	50-950 (470-610)
N		50-250					0-250	50-910 (170-460)
O	# 0-150	+ 300-800		+ 300-800 (50)	+ 400-800	+ 400-800	+ 400-800	+ 400-600 (200)
P	# 0-100	+ 100-300		+ 0-100	+ 0-100	+ 0-100	+ 50-100	+ 80-300

TABLEAU 26. (suite 1)

Espèces / urs	N. gracilis	S. affine	S. carinatum	S. abbreviatum	N. flexipes	S. longicorne	S. elongatum	S. maximum
A	0-700	0-700	0-700	0-700	0-700	140-700	140-1 000	140-1000
B			50-300	= 100-300	= 200-300	= 100-500	Profond non migrant	
C			0-300	= 100-300	= 200-300	= 100-500		
D			= 0-300			= 400-600	= 300-500	
E			= 0-300			= 200-500	= 200-500	
F	300-700	0-500	50-500	0-600	150-700		= 150-1 000	
G	0-300	0-400	0-100	0-500	0-300		= 150-1 000	
H		400-800	0-100	0-100			0-100	
I	0-2 000	0-500	0-500	0-500	0-500			0-2 000
J			0-150 (700-1 500			150-700		
K		Moins de 300				100-500		
L		0-25	0-100		100-300	25-700	0-300	300-700
M		= 0-500 (70-130)	0-40	85-410	90-600 (90-250)	= 50-950 (100-280)	= 150-590 (220-360)	250-570
N		= 0-500 (70-130)	0-700	100-500	100-250	= 50-800 (180-280)	= 150-700 (240-380)	220-580
O	+ 400-600 (200)	= 50-150	= 0-150	= 50-300	+ 300-600	# 100-300	= 300-600	# 200-500
P	+ 80-300	= 50-150	= 0-100	= 50-300	+ 80-300	# 160-300	= 250-600	# 160-300

TABLEAU 26. (suite 2)

Espèces / urs	N. tenella	T. orientalis	T. pectinata	T. monacantha	N. boopis	N. sexspinosus	T. cristata	B. amblyops
A	140–1 000	140–1 000	140–1 000	140–1 000	140–1000	280–1 000	280–1000	Plus de 1 000
B	300–600				= 300–600			
C	100–400				= 300–600			
D	600–800			400–800				
E	300–500			100–700				
F	= 150–1 000	500–4 000	= 300–3 000	= 150–3 000	300–1000		= 300–3000	= 500–4000
G	= 150–1 000	150–4 000	= 300–3 000	150–3 000	150–1000		= 300–3000	= 500–4000
H								
I	0–500	0–500				0–2 000		500–5000
J								
K	Plus de 200				Plus de 400			
L	25–700	25–300	100–300			300–700		700–2000
M	200–900 (400–600)				= Plus de 360	300–410		
N	50–580 (220–360)				= Plus de 360	250–410		
O	# 200–500	+ 400–800	+ 400–800	+ 500–800	# 500–700		# Plus de 600	= Plus de 700
P	# 160–300	+ 100–300	+ 100–300	+ 70–300	# 250–800		# 150–800	= 600–1000

TABLEAU 26. (fin) - Références Auteurs et signification des Symboles.

A - BRINTON 1962 b - Pacifique

B - BRINTON 1967 b - California Current - Stations de jour

C - BRINTON 1967 b - California Current - Stations de nuit

D - MAUCHLINE et FISCHER 1969 (d'après LEWIS 1954) - Florida Current - Stations de jour

E - - id - stations de nuit

F - NEMOTO 1965 - Kuroshio - Stations de jour

G - -id- Stations de nuit

H - PONOMAREVA 1968 - Mer rouge

I - PONOMAREVA 1963 - Pacifique

J - LE RESTE 1969. Océan Indien - Stations de nuit.(Les valeurs entre parenthèses représentent le pic secondaire profond).

K - BODEN 1961 - Atlantique 35°N à 10°S.

K - LEAVITT 1935 - Atlantique 35-40° N.

M - BAKER 1970 - Canaries - Stations de jour.(Les valeurs entre parenthèses concernent la couche la plus peuplée).

N - - id - Stations de nuit

O - Données personnelles - Pacifique équatorial - Stations de jour.

P - -id- Stations de nuit

(Les signes + = # représentent respectivement les espèces considérées comme fortement, pas et peu migrantes).

davantage, puisqu'on doit alors s'adresser à des engins de grande taille pour lesquels aucun système de fermeture satisfaisant n'a pu être mis au point. Tel est en particulier le cas du Midwater Trawl Isaacs-Kidd, dont nous avons vu par ailleurs, au chapitre Méthodes, qu'il se révèle bien adapté à la capture des Euphausiacés. Les procédés actuellement proposés pour transformer cet engin en filet fermant visent en effet à adapter un dispositif d'ouverture-fermeture au niveau du cul de chalut, qu'il s'agisse de la Catch Dividing Bucket de FOXTON (1963) ou du M.P.S. de BE (PEARCY et HUBBARD 1964). Or nous avons vu (cf. chapitre Méthodes) que la présence de la partie terminale crée au niveau de son embouchure un mur de pression qui refoule les organismes et les amène à tourbillonner pendant la plus grande partie du trait devant l'entrée de la "cod end", sans y pénétrer. Dès lors, on peut penser que le plancton ne rentre pas au fur et à mesure dans le filet terminal ouvert au moment de sa capture, mais s'accumule tout au long du trait dans la partie médiane du chalut pour ne tomber dans la partie postérieure qu'au moment où l'engin arrive en surface.

Un essai dans ce sens a été tenté au laboratoire de Nouméa en 1967-68, en adaptant un filet BE (1962) de 30cm de côté en guise de cul de chalut. Une très importante contamination a été mise en évidence, la quasi-totalité de la récolte, y compris les formes profondes, se retrouvant dans le filet de surface même aux heures diurnes pendant lesquelles les couches superficielles, explorées par un IKMT classique, s'avèrent presque entièrement dépeuplées de leur faune micronectonique.

L'observation directe elle-même, par bathyscaphe ou soucoupe plongeante, outre que difficilement généralisable, pose de délicats problèmes d'identification et plus encore d'estimation quantitative de ces petites formes (BERNARD 1955 et 1958; PERES 1958; TREGOUBOFF 1958; FRANQUEVILLE 1970).

Les données retenues pour l'étude des distributions verticales des Euphausiacés dans le Pacifique équatorial ont été obtenues à l'aide de trois engins :

- la masse des récoltes est celle fournie par le IKMT de 10 pieds normal, c'est-à-dire sans système de fermeture considéré comme trop aléatoire (cf. ci-dessus). Comme par ailleurs, ainsi que l'avait reconnu LEAVITT dès 1935, la méthode soustractive est inapplicable pour les traits autres que superficiels en raison de la variabilité des prélèvements, on n'a en fait accès, par ce type de collecte, qu'à la connaissance des limites supérieures des distributions.

- le Larval Net (OMCRI 1965), filet fermant de 160cm de diamètre, représente probablement un des meilleurs compromis actuels : de fonctionnement sûr, tractable à vitesse élevé, il capture les formes micronectoniques en petite quantité; très inférieur sur ce point au IKMT, il permet cependant une bonne estimation des répartitions verticales.
- le Neuston Net (DAVID 1965) réalise des prélèvements dans les premiers centimètres sous la surface.

2.2. Le matériel disponible

Les tableaux 27 à 30 résument respectivement les données sélectionnées dans les récoltes IKMT du Pacifique équatorial central (tableau 27 - 23 stations), du Pacifique équatorial ouest (tableau 28 - 44 stations), du Pacifique tropical sud-ouest (tableau 29 - 16 stations) et dans les récoltes du Neuston Net (tableau 30 - 18 stations en zone tropicale, 14 stations en zone équatoriale). Le tableau 31 présente les résultats obtenus au cours de la croisière "Maruru" effectuée dans le Pacifique équatorial central au Larval Net Omori, dont 15 stations ont été retenues.

La critique de ce matériel n'est que trop facile. Ainsi que nous l'avons déjà dit, les récoltes IKMT ne donnent accès qu'à la connaissance des limites supérieures des distributions, toute estimation de la population d'une couche profonde par soustraction des nombres obtenus pour les couches superficielles étant pratiquement irréalisable en raison de l'extrême variabilité de l'échantillonnage. Quant aux données Larval Net, beaucoup plus fiables, elles ne proviennent que de 15 stations, toutes de nuit; de plus, effectuées toutes à une même période, l'influence possible de facteurs saisonniers ou cycliques (phase lunaire en particulier) n'est pas décelable; enfin, aucun trait n'ayant été réalisé à l'intérieur de la thermocline (100 à 160 mètres environ) aucune évaluation des populations de cette couche supposée pauvre n'est disponible.

Une précision doit encore être apportée en ce qui concerne le traitement des échantillons Larval Net. Ce matériel, récolté par un filet de maille unique fine (0,33mm), a été trié de manière sensiblement différente de celui du IKMT. Le petit plancton s'y avèrant pléthorique, les Euphausiacés n'ont été retenus que dans les fractions B et C issues du triage général, dont la limite inférieure correspond sensiblement au groupe de tailles 1,2. Dans les effectifs Larval Net, les groupes de tailles 0,9 et 0,7 ne sont donc pas inclus, contrairement à ceux des récoltes IKMT.

TABLEAU 27. Distributions verticales IKMT. Pacifique équatorial central : les limites supérieures des distributions, de jour et de nuit : nombres moyens par station (sont considérées les espèces reconnues présentes en zone C).

Traits / Espèces	Jour		Nuit			
	0–300m (1)	0–550m (2)	0–75m (3)	0–140m (4)	0–300m (5)	0–600m (6)
T. cristata	0,3 (7)	0	0	0	0,3	2,0
T. tricuspidata	0	271	18	51	157	115
T. orientalis	0	2,5	0	0	1,0	1,3
T. monacantha	0	23	1,0	14	26	40
T. pectinata	0	4,5	0	1,4	4,3	3,3
T. aequalis	0,7	38	5,0	20	56	75
S. carinatum*	23	12	0	0	127	103
S. abbreviatum	79	15	0,2	2,0	67	81
S. maximum	4,0	6,0	0	0	2,7	11
S. elongatum*	0,3	0,2	0	0	0	1,7
S. affine*	12	10	0	0	47	39
S. longicorne*	10	2,0	0	0	3,7	7,3
E. gibboides	0	2,5	0	0,4	5,0	5,0
E. diomedae	4,0	215	99	129	388	457
E. paragibba	0	27	4,8	11	51	101
E. tenera*	69	81	2,6	0	137	124
N. tenella	5,0	16	0	0	17	23
N. microps	5,0	34	0	14	96	96
N. gracilis	0	116	0	5,4	145	175
N. flexipes	0	5,2	0	0,2	6,7	2,3
N. boopis	0	7,8	0	0	0	7,3
B. amblyops	0	0	0	0	0	0,3
TOTAL	212	889	131	248	1 338	1 475

(1) 3 stations de "Caride" I – heure moyenne : 12h ± 30'
(2) 4 stations de "Caride" I – heure moyenne : 12h ± 30'
(3) 5 stations de "Caride" III – heure moyenne : 22h à 01h30
(4) 5 stations de "Caride" III – heure moyenne : 00h à 03h30
(5) 3 stations de "Caride" I – heure moyenne : 00h ± 30'
(6) 3 stations de "Caride" I – heure moyenne : 00h ± 30'

Les effectifs de la croisière "Caride" III ne représentent que les individus d'un diamètre thoracique supérieur à 1mm environ, de sorte que l'absence éventuelle des espèces marquées * ne peut être admise comme significative pour les colonnes (3) et (4). (7) Capture accidentelle, la présence de T. cristata à moins de 300m de jour étant rarissime.

TABLEAU 28. Distributions verticales IKMT. Pacifique équatorial ouest : les limites supérieures des distributions, de jour et de nuit : nombres moyens par station. (Sont considérées les espèces reconnues présentes en zone A).

Traits / Espèces	Jour				Nuit		
	0-80m (1)	0-350m (2)	0-600m (3)	0-1 000m (4)	0-160m (5)	0-350m (6)	0-650m (7)
T. cristata	0	0,2	2,6	2,4	0	4,7	3,7
T. tricuspidata	0	0,2	41	182	145	106	92
T. orientalis	0	0	12	14	0	3,8	5,8
T. monacantha	0	0,2	36	34	54	25	30
T. pectinata	0	0	5,4	4,8	0,6	4,6	3,8
T. aequalis	0,2	0	42	70	26	50	46
S. carinatum	8,2	0	0,3	0,4	6,7	1,5	2,2
S. abbreviatum	5,0	82(9)	4,4	41	36	21	43
S. maximum	0	0	6,3	14	0	13	12
S. elongatum	0	2,2	1,3	3,0	0	3,7	3,8
S. affine	4,5	2,0	1,3	1,0	0,1	2,7	2,2
S. longicorne	0	2,5	2,3	3,8	0,3	4,7	2,5
E. diomedae	160(8)	85	116	103	3 506	215	4 213
E. paragibba	1,8	0	16	20	51	19	27
E. tenera	0	0	0	0,6	126	1,8	0
N. tenella	0	1,7	42	37	2,1	29	48
N. microps	0	0	12	16	72	16	35
N. gracilis	0	0,2	20	12	0	14	29
N. flexipes	0	0	0	0,2	0	0	0,3
N. sexspinosus	0	0	0,3	1,0	0	1,4	0,7
N. boopis	0	0	15	20	0	7,1	14
B. amblyops	0	0	0,4	2,8	0	0	4,3
TOTAL	180	176	377	583	4 026	544	4 618

(1) 4 stations de "Cyclone" I - heure moyenne 14h ± 30'
(2) 4 stations de "Bora" I - heure moyenne 12h30 ± 30'
(3) 7 stations de "Bora" III - heure moyenne 13h ± 30'
(4) 4 stations de "Bora" I - heure moyenne 14h30 ± 30'
et 5 stations de "Bora" II - heure moyenne 13h30 ± 30'
(5) 6 stations de "Cyclone" I - heure moyenne 02h30 ± 30'
(6) 7 stations de "Bora" I - heure moyenne 20h30 ± 30'
et 3 stations de "Bora" II - heure moyenne 20h30 ± 30'
(7) 6 stations de "Bora" III - heure moyenne 20h30 ± 30'

Les effectifs représentent tous les individus, à partir du diamètre thoracique 0,7 pour "Cyclone" I et 0,9 pour les "Bora".

(8) Dont 140 à une seule station, soit en moyenne 20 individus seulement pour chacune des 3 autres stations.
(9) Dont 80 à une seule station, soit en moyenne 2 individus seulement pour chacune des 3 autres stations.

TABLEAU 29. Distributions verticales IKMT. Pacifique tropical sud-ouest : les 200 premiers mètres. 16 stations de "Cyclone" I - Nombres moyens par station. (sont considérées les espèces reconnues présentes en zone B).

	12h30	16h30	20h30	00h30	04h30	08h30
T. cristata	0	0	0	1,6	1,3	0
T. tricuspidata	1,0	0	303	160	52	1,0
T. orientalis	0	0	0	0,3	0	0
T. monacantha	0	0	5,0	17	1,0	0
T. pectinata	0	0	4,5	3,0	0	0
T. obtusifrons	0	0	27	35	1,0	0
T. aequalis	0	0	62	36	23	0,3
S. carinatum	10	9,0	53	57	31	14
S. abbreviatum	3,5	2,0	102	26	11	7,0
S. maximum	0	0	0	5,7	0,3	0
S. elongatum	0	0	0	0	0	0
S. affine	6,5	15	0	0	0	1,3
S. longicorne	1,5	0,5	6,5	5,7	3,3	5,0
E. diomedae	0,5	0	59	49	54	0
E. brevis	0	0	0	0	0	0
E. mutica	0	0	0	0	0	0
E. paragibba	0	0	47	64	74	1,0
E. tenera	0	0	3,0	0	0,7	0
E. fallax	0	0	46	286	10	0
N. tenella	0	0	0,5	0,7	2,3	0
N. microps	0	0	21	11	12	0
N. gracilis	0	0	0	0	1,0	0
N. atlantica	0	0	3,0	5,0	0	0
N. flexipes	0	0	8,5	0,3	8,0	0
N. sexspinosus	0	0	3,5	0,7	2,0	0
N. boopis	0	0	0	0	0	0
B. amblyops	0	0	0	0	0	0
TOTAL	23	26	755	764	288	30

TABLEAU 30. Neuston Net : fréquence de capture des espèces dans les récoltes de surface et nombre moyen (m) d'individus par station. Pacifique ouest (170°E).

ZONE TROPICALE(20°S à 5°S)- 18 stations

	12 h	16 h	20 h	00 h	04 h	08 h
E. paragibba	0	0	3/5 m = 20	1/2 m = 12	1/2 m = 1,0	0
E. brevis	0	0	1/5 m = 3,0	2/2 m = 4,0	1/2 m = 0,5	0
E. tenera	0	0	0	1/2 m = 0,5	1/2 m = 1,5	0
S. carinatum	0	0	1/5 m = 0,6	2/2 m = 1,5	0	0
T. tricuspidata	0	0	1/5 m = 0,4	0	0	0
S. elongatum	0	0	1/5 m = 0,2	0	0	0
Larves et indéterminés	0	1/3 m = 0,3	3/5 m = 10	2/2 m = 16	1/2 m = 4,0	3/3 m = 3,0
TOTAL	0	1/3 m = 0,3	4/5 m = 34	2/2 m = 34	1/2 m = 7,0	3/3 m = 3,0

ZONE EQUATORIALE - 14 stations

	20 h	23 h	02 h 30	12h - 14 h
E. tenera	0	1/4 m = 0,5	0	0
E. diomedae	0	1/4 *	2/3 m = 0,6	0
Larves et indéterminés	0	1/4 m = 0,2	1/3 m = 1,0	1/6 m = 0,6

* 1 essaim de 2 260 individus adultes.

TABLEAU 31. Distributions verticales de nuit dans le Pacifique équatorial central - Filet fermant Larval Net - Nombres d'individus par 1 000 m^3 dans les différentes couches.

Espèces	T. tricuspidata	T. orientalis	T. monacantha	T. pectinata	T. aequalis	S. carinatum	S. abbreviatum	S. maximum	S. elongatum	S. affine	S. longicorne	E. diomedae	E. paragibba	N. tenella	N. microps	N. gracilis	N. boopis	B. amblyops	TOTAL
100 60m)	1,4	0,05	0,4	0,4	0,2	0,1	0,4	0	0	0,7	0	267	10	0	0,7	2,4	0	0	284
60- 00m	0	0,05	0,8	0,6	0	0	1,4	1,9	0	0,2	0,5	0	0,2	2,4	0,5	14	0	0	23
00- 00m	0	0,03	0	0,03	0	0	0	0,2	0,01	0	0	0,07	0,07	0,3	0,07	0,9	0,1	0	1,8
00- 00m	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,2	0,4	0,6

3. Résultats

3.1. Distributions verticales nocturnes des Euphausiacés dans le Pacifique équatorial central

Ces données sont essentiellement obtenues à partir des récoltes de la croisière "Maruru" (Larval Net), pour lesquelles, nous le rappelons, seuls les individus d'un diamètre thoracique égal ou supérieur à 1,2mm ont été considérés.

D'autre part, remarquons que, dans l'estimation des populations des différentes couches, il est tenu compte de leur épaisseur. Ainsi, lorsqu'une espèce est présente, par exemple, à raison de 10 individus par 1 000m^3 à la fois dans la couche 0-100m et dans la couche 160-300m, la population contenue dans cette dernière sera considérée comme 1,4 fois plus importante que celle de la tranche 0-100m.

3.1.1. Distribution en nombre

La figure 45.A schématise la répartition bathymétrique du nombre global d'Euphausiacés (de nuit). On constate une stratification très marquée, puisque 86 % des individus se trouvent entre 0 et 100m, 11 % entre 160 et 300m, 3 % entre 300 et 800m. En nombre d'organismes par 1 000 m^3, ces pourcentages correspondent à 163 pour la couche 0-100m, 22 pour la couche 140-300m, 1,5 pour la couche 300-800m.
Rappelons qu'aucune donnée n'est disponible pour la couche 100-160m qui correspond à la thermocline.

3.1.2. Distribution par groupes de tailles

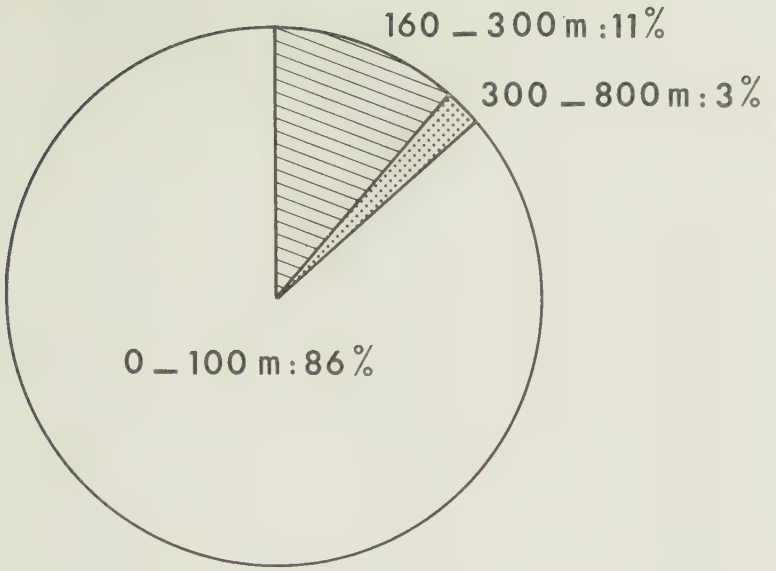
La figure 46.A exprime les proportions des divers groupes de tailles composant la population pour les différentes tranches bathymétriques. On observe une évolution très nette, la part des petites tailles (groupes 1,2 et 1,6 par exemple), bien que toujours importante, diminuant avec la profondeur; elles représentent 98 % du nombre total entre 0 et 100m, 89 % entre 160 et 300m, 73 % entre 300 et 800m. Exprimée en biomasse, cette tendance est naturellement accentuée (fig. 46.B).

3.1.3. Distribution verticale des biomasses

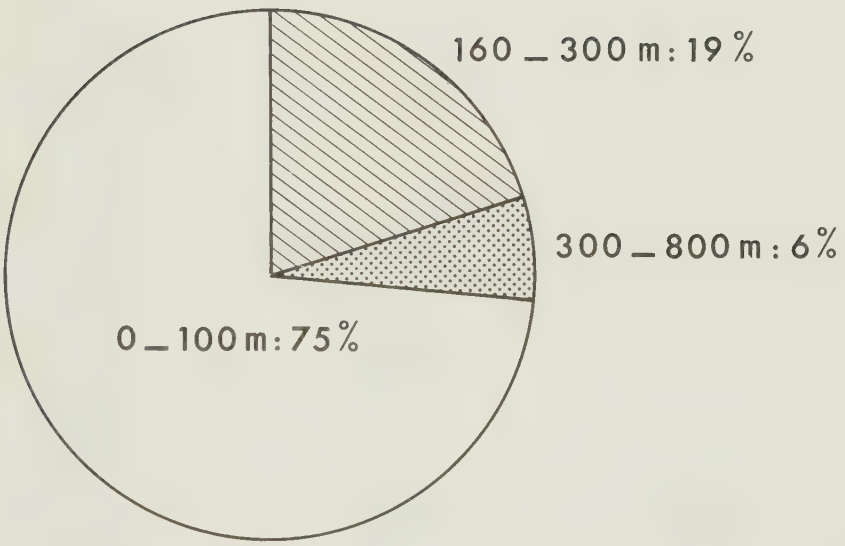
En appliquant aux effectifs des divers groupes de tailles un coefficient proportionnel au poids moyen des individus de chacun d'eux, on obtient une estimation de la distribution verticale des biomasses (fig. 45.B). Nous venons de voir que la part des individus de petite taille ne cesse de diminuer en profondeur; ceci a pour corollaire une décroissance des biomasses en fonction de l'immersion moins brutale que celle des nombres : 75 % de la biomasse se trouve (toujours de nuit, nous le rappelons) entre 0 et 100m (au lieu de 86 % pour les nombres), 19 % entre 160 et 300m (au lieu de 11 %) et 6 % entre 300 et 800m (au lieu de 3 %). En mg/1 000m^3 ces pourcentages correspondent à 4 494 pour la couche 0-100m, 699 pour la couche 160-300m et 68 pour la couche 300-800m.

3.2. Distributions verticales des espèces dans le Pacifique équatorial central

Au niveau spécifique, le tableau 31 (récoltes Larval Net) permet de se faire une idée assez précise des distributions nocturnes, confirmées dans

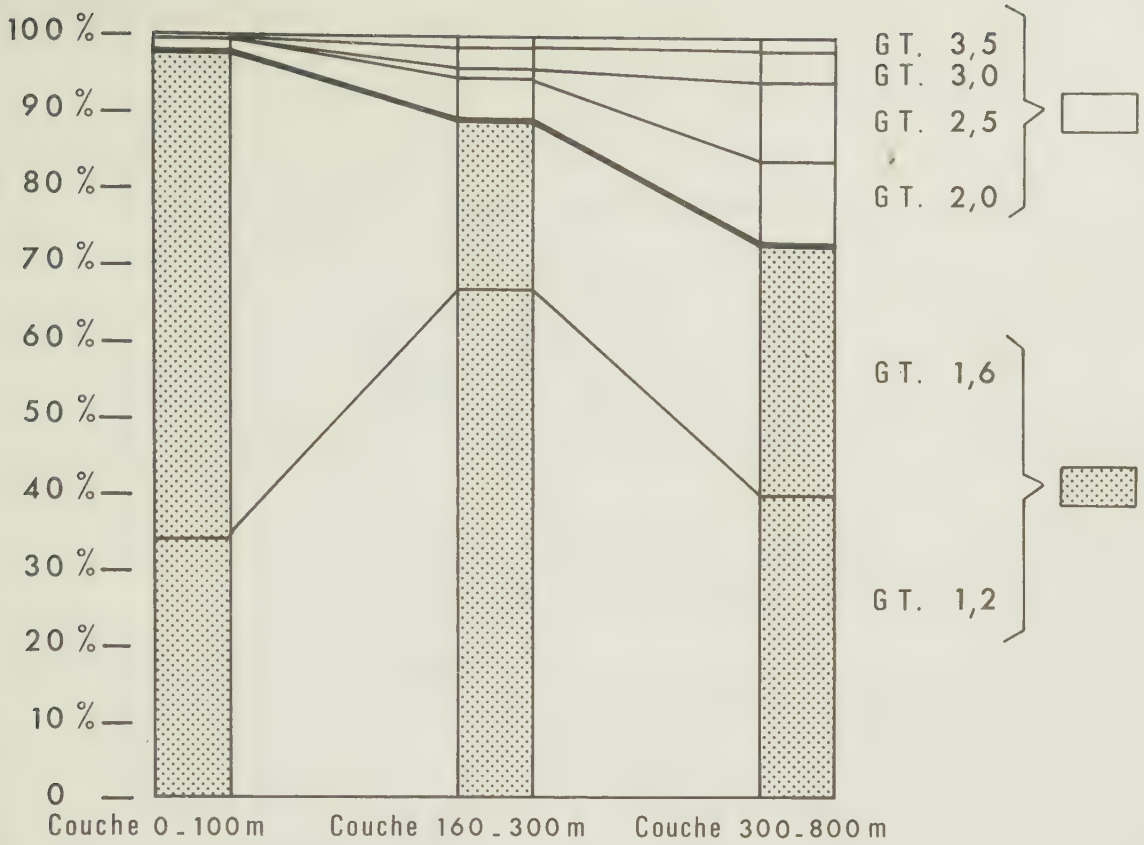


A) Pourcentage du nombre total d'Euphausiacés dans les différentes couches.

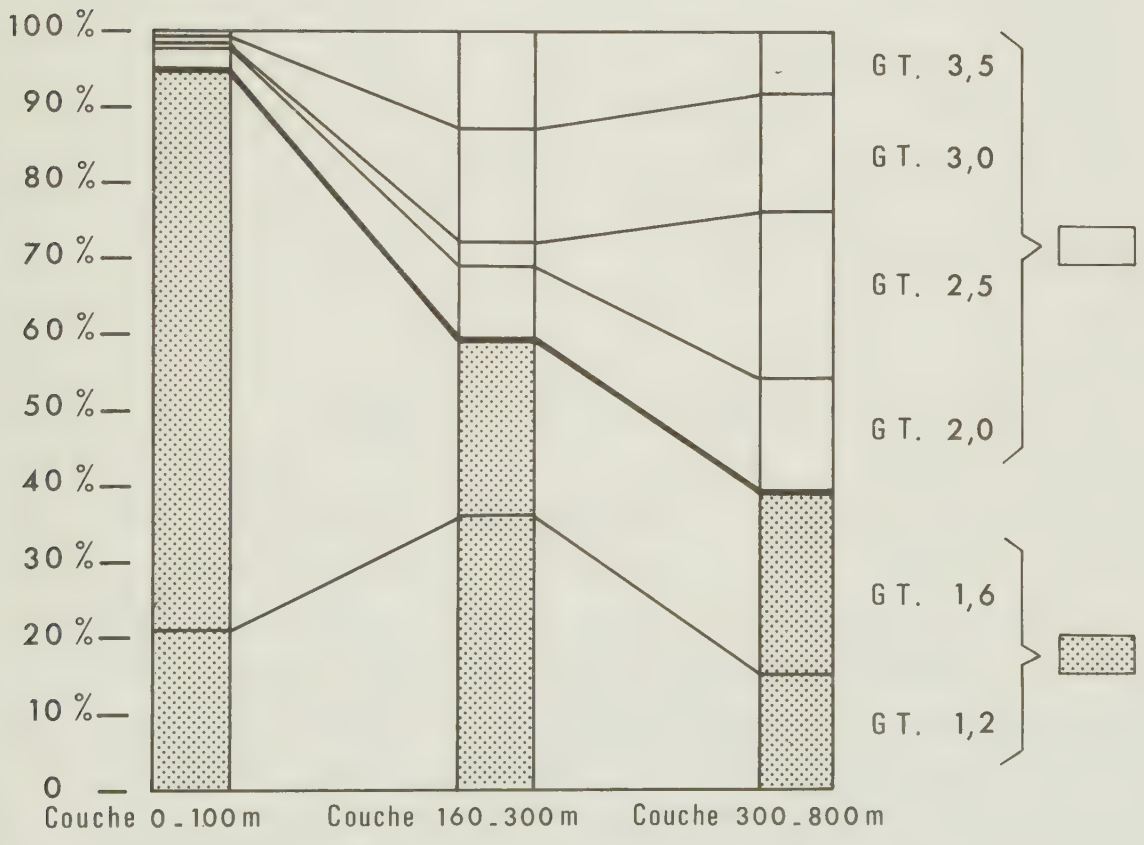


B) Pourcentage de la biomasse totale d'Euphausiacés dans les différentes couches.

Fig. 45 _ Distributions verticales de nuit.



A) % en nombre



B) % en biomasse

ig. 46 _ Distributions verticales nocturnes des groupes de tailles.

l'ensemble par les données IKMT du tableau 27; ce dernier fournit également des indications sur les limites supérieures des distributions diurnes.

Ces informations seront synthétisées en fin de chapitre, d'une part en proposant un schéma des distributions nocturnes des espèces (cf. fig. 51), d'autre part en établissant l'amplitude apparente de la migration verticale de chacune d'elles par comparaison avec les limites supérieures diurnes.

3.3. Composition spécifique des différentes couches de nuit (Pacifique équatorial central, récoltes Larval Net).

Il est intéressant de savoir quelles espèces se trouvent à un niveau donné, pour déterminer si certaines d'entre elles acquièrent une importance particulière dans un biotope déterminé, c'est-à-dire sont susceptibles de revêtir un intérêt spécial pour une catégorie de prédateurs par exemple.

La figure 47 schématise les compositions spécifiques des différentes couches de nuit. Les situations apparaissent très tranchées : dans la couche 0-100m, E. diomedae représente à lui seul 94 % de l'effectif; cette espèce disparaît complètement dans les zones plus profondes où elle est remplacée par N. gracilis qui s'inscrit pour 62 % du total entre 160 et 300m et 50 % entre 300 et 600m. On constate également que la dominance de l'espèce principale est moins affirmée dans les niveaux profonds qu'en surface, puisqu'elle décroît régulièrement de 94 % à 62 % puis 50 %.

En profondeur (600-800m) deux espèces seulement, B. amblyops et N. boopis, occupent ce biotope pendant les heures nocturnes.

3.4. Comparaison avec les données du Pacifique équatorial ouest

L'analyse comparative des tableaux 27 et 28 ne met en évidence aucune différence flagrante des distributions verticales entre l'ouest et le centre du Pacifique équatorial. Il convient cependant de garder en mémoire le fait que, aucune récolte au filet fermant n'ayant été effectuée dans le Pacifique ouest, seules restent disponibles les données IKMT dont l'imprécision ne permettrait de déceler de toutes façons que des disparités très importantes. Il est certain que des différences est-ouest de petite amplitude, pouvant néanmoins revêtir une extrême importance écologique ou biologique, en raison de la forte stratification du milieu, ont pu passer totalement inaperçues.

Tel semble être le cas en effet de certaines espèces au moins, puisque la confrontation entre les récoltes de la croisière "Alizé", effectuées de nuit jusqu'à 300 mètres seulement, et celles des "Caride" qui ont atteint des

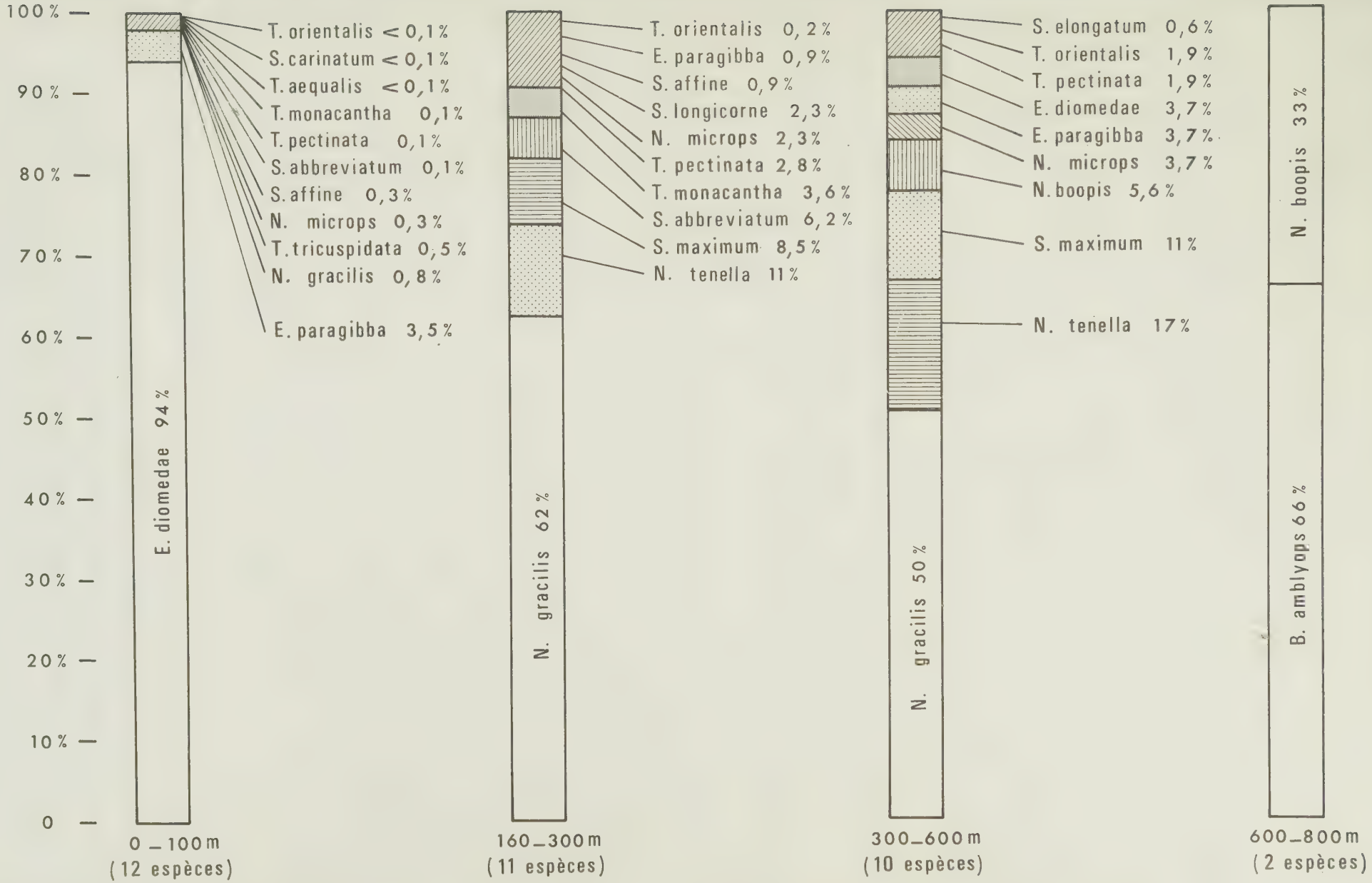


Fig. 47 – Distributions verticales de nuit – Pacifique Equatorial Central – Composition spécifique des différentes couches. (en nombres)

profondeurs beaucoup plus grandes, indique que T. cristata, S. elongatum et N. boopis s'enfoncent vers l'est, alors que N. flexipes montre la tendance inverse.

On constate en effet (cf. fig. 48) que la capture la plus à l'est pour les deux premières espèces se situe vers 175°W pour les stations 0-300m d'"Alizé", alors qu'elles ont couramment été collectées beaucoup plus à l'est (150°W environ) au cours des stations profondes des "Caride". Ce fait suggère que la limite supérieure de la distribution nocturne croise l'isobathe 300m aux environs de 175° W.

Le même phénomène se produit pour N. boopis, un peu plus à l'est. Une situation du même type mais inversée s'observe pour N. flexipes.
Trois remarques importantes découlent de ces observations :

1. L'incapacité du IKMT à détecter les variations verticales fines se trouve confirmée.

2. Si des différences est-ouest n'ont été mises en évidence que pour ces espèces profondes, c'est probablement pour la seule raison que leur limite supérieure nocturne oscille aux alentours de la profondeur maximale (300m) atteinte au cours des récoltes d'"Alizé". Si des phénomènes analogues interviennent pour des espèces plus superficielles, ils n'ont pu être décelés, puisque celles-ci auront toujours été capturées, que leur limite de distribution se soit située à 100m ou à 200m : ainsi la constance de capture de l'est à l'ouest pour ces espèces n'implique absolument pas une identité de leur répartition verticale d'un bout à l'autre du Pacifique équatorial.

3. Si l'enfoncement vers l'est de T. cristata, S. elongatum et N. boopis est une réalité, sa motivation semble indépendante de l'environnement puisque nous avons vu au contraire (cf. chapitre Milieu Physique) que les isolignes des caractéristiques physico-chimiques subissent un approfondissement important et régulier de l'est vers l'ouest.

3.5. La surface

L'examen de 32 traits effectués au Neuston Net (traineau pour pêches de surface) a abouti aux résultats reportés dans le tableau 30. On constate que peu d'espèces atteignent les quelques premiers centimètres sous la surface. Les formes juvéniles et larvaires apparaissent les plus constantes, ne s'enfonçant qu'en milieu de journée. Les adultes par contre n'y figurent que de nuit. Les plus fréquemment rencontrés : E. paragibba, E. diomedae, E. brevis,

E. tenera, S. carinatum, ne se capturent qu'en petit nombre, à l'exception des essaims possibles (E. diomedae). T. tricuspidata peut s'observer occasionnellement. La présence de S. elongatum en surface doit probablement être considérée comme accidentelle, le caractère profond de cette espèce étant bien établi; un seul spécimen a d'ailleurs été collecté au Neuston Net. On note également que, tant en nombre d'individus qu'en fréquence d'apparition, le peuplement de l'extrême surface se révèle plus important en zone tropicale qu'en zone équatoriale. Cette observation contredit l'opinion largement répandue selon laquelle les espèces se situent moins profondément en région d'upwelling ou de divergence. Comme dans le paragraphe précédent, on est amené à constater que l'immersion des organismes n'est pas liée à celle des paramètres de l'environnement dans ces deux cas précis.

3.6. Durée des séjours nocturnes dans les couches subsuperficielles

Dans la mesure où les deux biotopes des espèces migratrices, subsuperficiel de nuit et profond de jour, diffèrent fondamentalement par la plupart de leurs caractéristiques et agissent en des sens le plus souvent opposés sur les individus (environnement, transport, nutrition, prédation...), il est important d'évaluer le temps passé dans chacun d'eux par les différentes espèces. Bien que là encore nos techniques manquent de la précision souhaitable, une première approximation peut être obtenue par l'étude des traits peu profonds, effectués par séries de 24 heures. En l'occurence, nous utiliserons les données du tableau 29, représentées graphiquement sur la figure 49. On y observe l'arrivée puis la disparition en fonction de l'heure des diverses espèces dans la couche 0-200m, qui comprend sensiblement la couche isotherme et la thermocline. L'analyse de ces données permet d'établir plusieurs catégories, suivant la durée et la période du séjour en subsurface.

1/ Espèces présentes en permanence, migrations de faible amplitude
S. carinatum, S. longicorne.

2/ Espèces présentes pendant toute la nuit, de 19h à 06h environ soit 11 heures : T. aequalis, E. paragibba, N. microps, E. diomedae, N. sexspinosus, N. flexipes, N. tenella (ce dernier abondant surtout en fin de nuit). La plupart montrent une tendance à s'enfoncer vers le milieu de la nuit.

3/ Espèces particulièrement abondantes en début de nuit, de 19h à 01h environ, soit 6 heures, S. abbreviatum, T. tricuspidata, T. obtusifrons, T. pectinata, N. atlantica.

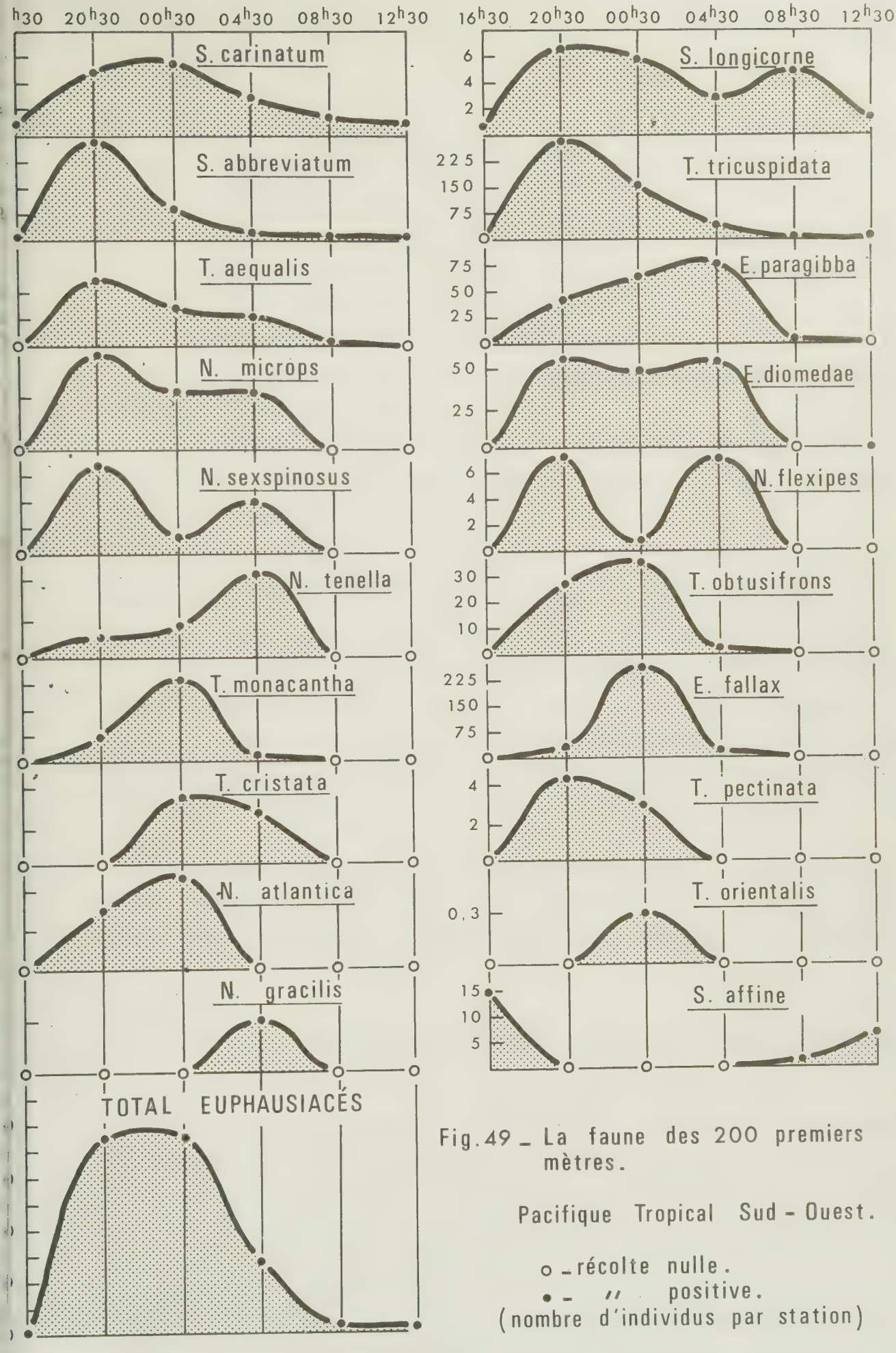


Fig. 49 – La faune des 200 premiers mètres.

Pacifique Tropical Sud - Ouest.

o – récolte nulle.
• – " positive.
(nombre d'individus par station)

4/ Espèces présentes en milieu de nuit :

T. cristata : 22h à 05h soit 7 heures

T. monacantha : 21h à 01h soit 4 heures

E. fallax : 22h à 01h soit 3 heures

T. orientalis : 23h à 01h soit 2 heures.

5/ Espèces présentes en fin de nuit :

N. gracilis : 03h à 05h soit 2 heures

N. tenella se rapproche de ce type mais se rencontre au cours d'une période beaucoup plus longue.

6/ S. affine constitue une catégorie à part, révèlant une migration inverse très nette d'amplitude importante, puisqu'il disparaît complètement de 18h à 06h environ.

L'ensemble des Euphausiacés se caractérise par une courbe très régulière centrée sur les heures 20h30 et 00h30. De 06h à 18h ce groupe peut être considéré comme quantitativement négligeable dans la couche 0-200m.

Les stations Larval Net 52 et 54 de la croisière "Maruru", effectuées dans la couche 50-120m, traduisent de façon spectaculaire le "vidage" de la couche de subsurface à l'aube : à 04h30 (station 52), 978 Euphausiacés (dont 944 E. diomedae) sont capturés au cours d'un trajet très bref de 370m. A 07h30 (station 54), le filet, traîné sur 1 110 mètres, ne ramène aucun Euphausiacé .

Il convient néanmoins de rappeler que nous parlons ici des individus dont la longueur est supérieure à 10mm environ. Pour les organismes plus petits, nous verrons (cf. § 3.9) que la subsurface reste peuplée pendant le jour.

3.7. Les distributions verticales différentielles des groupes de tailles

Nous avons vu au paragraphe 3.1.2. que les individus de grande taille tendaient à être mieux représentés en profondeur, mais sans qu'il soit à ce niveau possible de préciser si cette particularité provenait d'une différence de composition spécifique de la population selon l'immersion (les espèces de grande taille étant plus profondes), ou si, à l'intérieur d'une même espèce, les animaux âgés avaient tendance à se maintenir plus profondément que les jeunes. La revue de la littérature permet de constater que cette dernière opinion est défendue par de nombreux auteurs, et qu'elle constitue un point

important à vérifier : elle implique en effet une dispersion de la population par classes d'âges dans le cas, général, où les mouvements des masses d'eau ne sont pas les mêmes sur toute l'épaisseur du biotope.

D'après les données de la croisière "Maruru", qui concernent les distributions nocturnes, nous aboutissons aux conclusions suivantes :

- 6 espèces (T. tricuspidata, T. aequalis, S. carinatum, S. elongatum, S. affine, S. longicorne, E. diomedae, B. amblyops) ne sont constituées que par un seul groupe de tailles ou bien ne sont présentes que dans une seule couche, c'est-à-dire que l'échelle de nos prélèvements a été trop vaste pour détecter les éventuelles différences de distribution des groupes de tailles, l'extension verticale de ces espèces étant réduite.

- parmi les 10 autres espèces, une seule, N. tenella semble indiquer que le pourcentage d'individus jeunes est plus élevé en profondeur; les 9 autres (cf. fig. 50) montrent toutes une tendance à une répartition verticale plus profonde pour les plus gros individus.

On peut donc estimer que nos données confirment l'opinion généralement admise d'une proportionnalité approximative entre le niveau moyen d'immersion et l'âge des animaux d'une même espèce.

Le matériel disponible est trop réduit pour déterminer si des différences de répartition verticale existent en fonction de la maturité sexuelle : le Larval Net, seul capable d'une précision suffisante, ne capture qu'un nombre très faible de reproducteurs.

3.8. Influence de la phase lunaire sur les distributions verticales nocturnes de subsurface

Les auteurs qui accordent à la lumière un rôle essentiel dans la motivation du positionnement vertical des organismes considèrent en général que l'éclairement lunaire agit sensiblement sur les répartitions nocturnes. Au cours des croisières "Caride" une telle influence semble avoir été mise en évidence pour certains poissons mésopélagiques du micronecton (LEGAND, communication personnelle). Qu'en est-il pour les Euphausiacés ?

Nous avons dit que tous les prélèvements Larval Net (croisière "Maruru") ont été réalisés en période de Pleine Lune, c'est-à-dire d'éclairement maximum; donc, les distributions observées devaient y être particulièrement profondes. Existe-t-il des indices de répartition plus superficielle lors des récoltes obtenues au cours d'autres croisières de phase lunaire différente ?

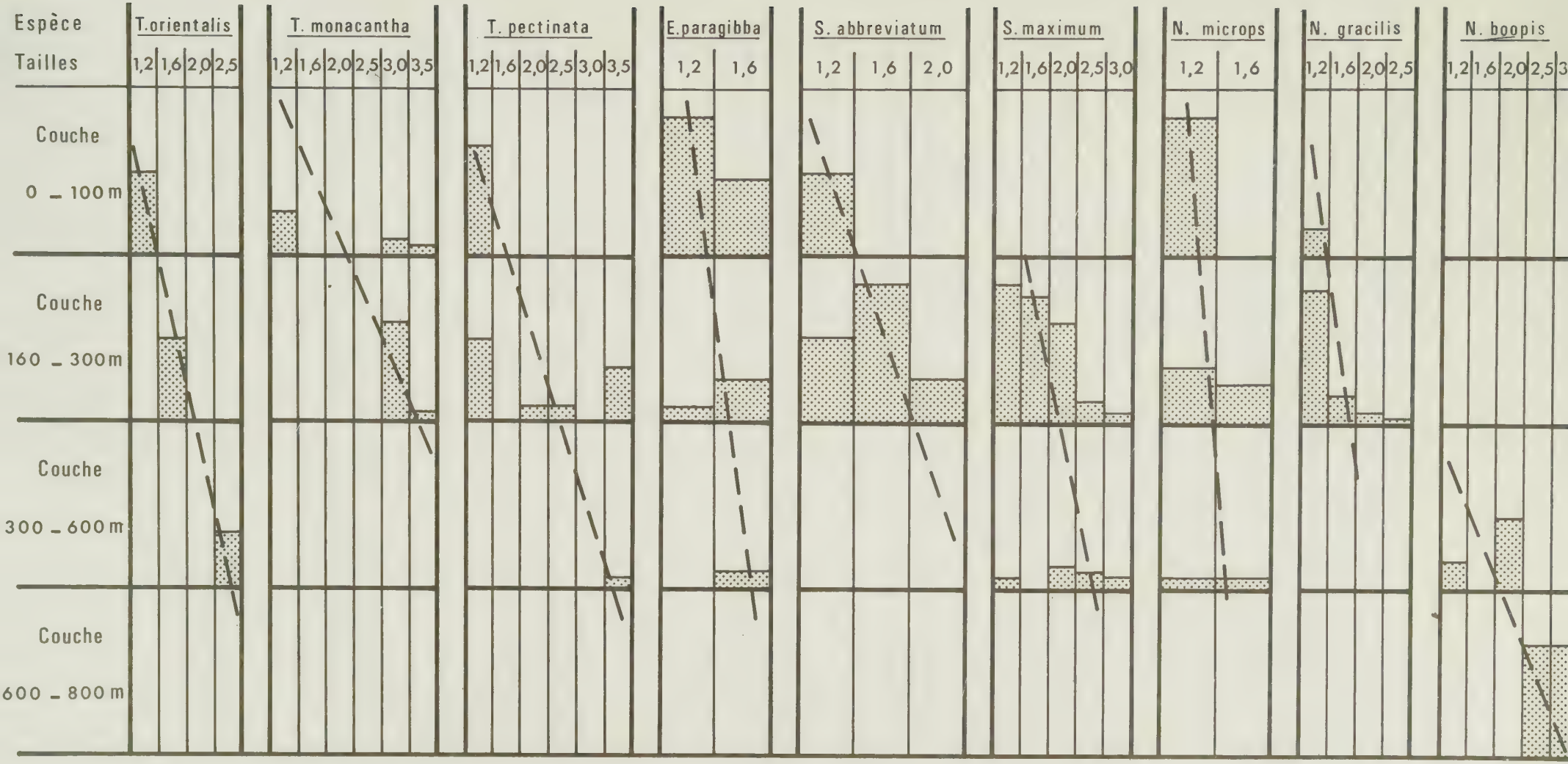


Fig. 50 – Distributions verticales différentielles des groupes de tailles.

- Croisière "Caride" III, stations 29, 30 et 32, 0-75 mètres de Nuit, phase Nouvelle Lune (éclairement nul). S. longicorne, S. maximum, N. tenella, N. flexipes, N. gracilis, S. abbreviatum, T. orientalis, T. monacantha, T. pectinata, N. microps, S. affine sont totalement absents. Ils n'apparaissent donc pas plus superficiels qu'au cours de la période Pleine Lune de la croisière "Maruru". Paradoxalement, on relève même dans cette couche 0-75m la présence de T. monacantha et S. abbreviatum aux stations 86 et 87 effectuées en période de Premier Quartier.

- Croisière "Caride" III, couche 0-140m de Nuit : S. longicorne, S. maximum, N. tenella sont aussi bien absents en Nouvelle Lune (station 33) qu'en Premier Quartier (stations 88, 90, 136, 138), tout comme ils l'étaient de cette même couche en phase Pleine Lune de la croisière "Maruru".

- "Caride" I, stations 54, 55, 56, 60, 61, 0-220m à 0-290m de Nuit, phase Premier Quartier. S. elongatum et N. boopis, sont bien absents, un seul T. cristata figure à la station 61. Hormis ce dernier point, là encore nous ne trouvons aucun signe d'une tendance à une répartition plus superficielle qu'en Pleine Lune.

A l'examen des données dont nous disposons, nous pouvons conclure à l'absence d'un effet quelconque de la phase lunaire sur les répartitions verticales nocturnes.

3.9. Distribution verticale du petit plancton

Ce point mérite d'être analysé en fonction de deux considérations. D'une part, les organismes les plus gros de cette catégorie, que nous pouvons définir, d'après le tri du matériel Larval Net, comme ayant une longueur généralement comprise entre 4 et 10mm, sont, pour environ le tiers d'entre eux, des Euphausiacés; ils constituent les stades larvaires ou juvéniles des espèces traitées en détail dans cette étude, ou les représentants des espèces de très petite taille (E. tenera, S. suhmii, S. microphthalma). D'autre part, la partie fine de cette fraction, composée d'individus de 0,3 à 4mm de long environ, correspond assez bien à ce que l'on peut penser être la nourriture des Euphausiacés.

Le tableau 32 indique la répartition verticale des biomasses de ces deux catégories.

TABLEAU 32. Distribution verticale du petit plancton : biomasse en mg/1 000m^3.

		Organismes de 4 à 10 mm (env. 30 % d'Euphausiacés)	Organismes de 0,3 à 4 mm (nourriture des Euphausiacés)
Nuit	0–100m	25	30
	160–300m	1,3	2,5
	300–800m	0,7	1,0
Jour	0–100m	pas de données	
	160–300m	0,5	1,0
	300–800m	0,5	0,5

On constate que la couche 0–100m s'avère de très loin la plus riche, la densité de ce petit plancton y étant de 10 à 40 fois supérieure à celle des couches plus profondes. Bien que les données diurnes fassent défaut pour la subsurface, on peut penser, vu l'absence du petit plancton en profondeur pendant le jour, que ces formes de petite taille demeurent également superficielles pendant les heures d'ensoleillement.

On peut donc conclure de ces faits que :

1 – les formes juvéniles ou larvaires des Euphausiacés ne quittent pas la zone euphotique, n'y effectuant tout au plus que des migrations verticales de faible amplitude.

2 – les Euphausiacés prédateurs (et à fortiori les phytophages) sont en grande partie dépendants de la subsurface pour leur nutrition; les espèces qui ne gagnent pas les couches supérieures seront pour une large part détritivores. Sur ce point, on peut d'ailleurs observer (MICHEL, communication personnelle) que les échantillons de petit plancton collectés en subsurface sont constitués d'animaux en bon état, de couleur générale rose-orangée; ceux récoltés dans la couche 100–300m présentent une teinte plus brune, et les organismes paraissent assez endommagés, et cela à une plus grande fréquence que ce que leur plus long séjour dans le filet ne permet de l'expliquer; enfin les récoltes issues des couches profondes 300–800m se caractérisent par une teinte brun foncé à gris : les débris d'organismes morts et les mues y dominent, représentant la "pluie détritique" venue de la surface.

4. Synthèse des données

L'ensemble des recherches qui viennent d'être exposées sur le problème des distributions verticales permet d'établir :

- les répartitions nocturnes des espèces dans le Pacifique équatorial central, schématisées dans la figure 51. On peut en déduire directement, d'une part la nature des traits à effectuer pour capturer une espèce donnée, d'autre part les conditions écologiques et dynamiques (courants) qu'elle supporte dans son biotope nocturne. Nous avons estimé précédemment la durée des séjours en subsurface (cf. § 3.6), c'est-à-dire la fraction du temps quotidien passée dans chaque habitat pour les différentes espèces.

- les limites supérieures diurnes des distributions. Nous verrons, au cours de l'étude concernant les rapports trophiques, que ce point s'avère fondamental; en effet, les différentes espèces d'Euphausiacés participent à des chaînes alimentaires distinctes selon qu'elles demeurent accessibles aux prédateurs épipélagiques (0-300m), qui chassent surtout de jour, et sont à leur tour consommés par les grands Thonidés, ou au contraire qu'elles leur échappent en occupant un biotope diurne trop profond. Dans la 1ère catégorie se placent E. tenera, S. affine, S. carinatum, S. abbreviatum, S. longicorne, ainsi que la frange la plus superficielle des populations de E. diomedae, S. maximum, N. microps, N. gracilis et N. tenella; dans la seconde se trouvent E. paragibba, S. elongatum, N. flexipes, N. boopis, T. tricuspidata, T. aequalis, T. orientalis, T. monacantha, T. pectinata, T. cristata, B. amblyops, ainsi que la plus grande partie des peuplements de E. diomedae, S. maximum, N. microps, N. gracilis et N. tenella.

- la classification des espèces en fonction de leur biotope vertical et de l'amplitude de leurs migrations :

A/ Non migrants ou petits migrateurs

1) Epipélagiques

S. carinatum	0-150m
E. tenera	0-150m
S. affine	50-150m
S. abbreviatum	50-300m
S. longicorne	100-300m

2) Mésopélagiques

N. tenella	160-500m
S. maximum	160-500m

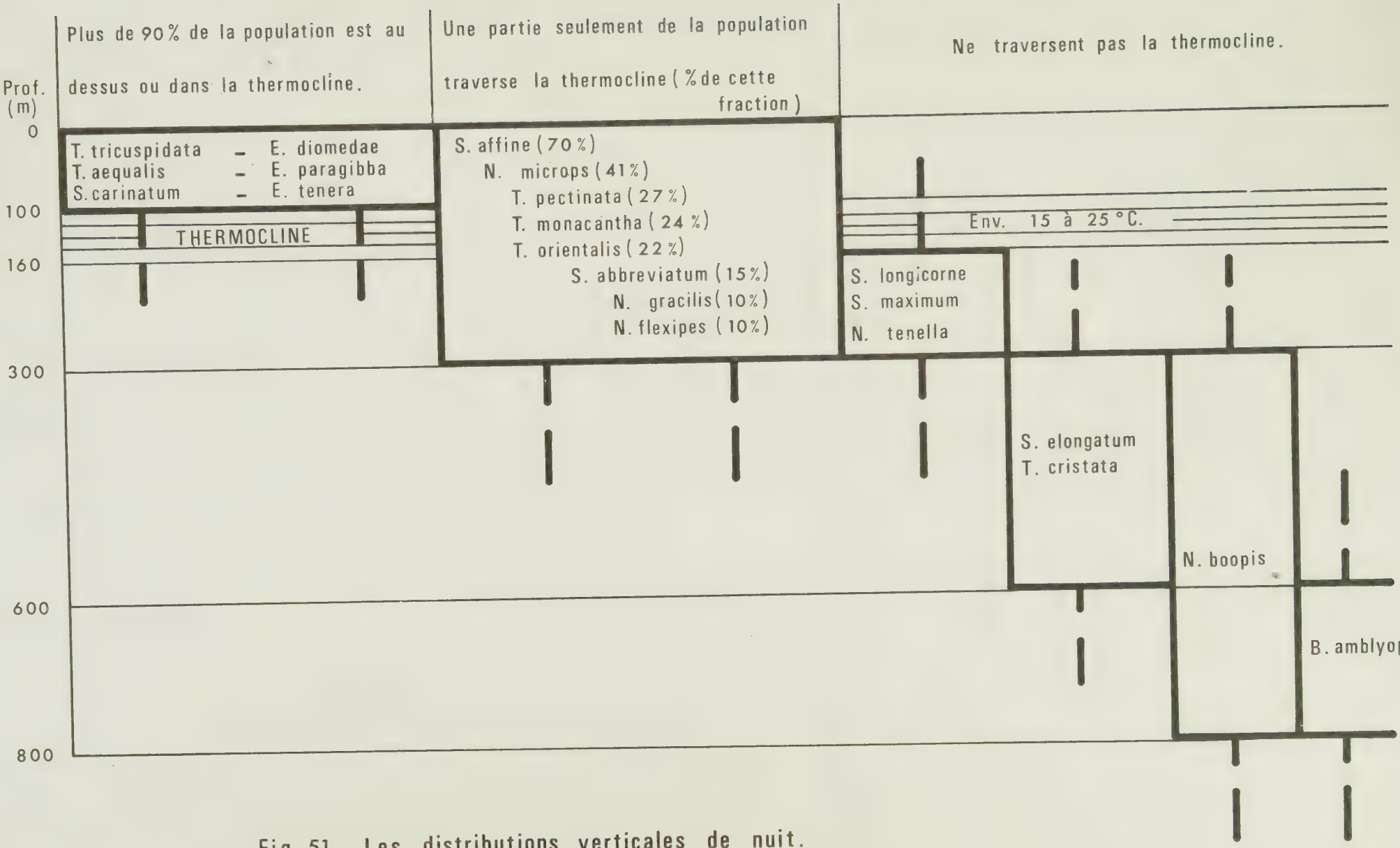


Fig. 51 _ Les distributions verticales de nuit.

3) Profonds

T. cristata	160-800m
S. elongatum	250-600m
N. boopis	250-800m
B. amblyops	600-1 000m

B/ Migrateurs, plus ou moins liés à la DSL (niveau jour : 400-800 mètres environ)

1) Tous les individus, ou presque, se retrouvent la nuit au-dessus de la thermocline : E. diomedae, T. tricuspidata, T. aequalis, E. paragibba.

2) Une partie de la population ne passe pas au-dessus de la thermocline la nuit : N. microps, T. pectinata, T. monacantha, T. orientalis, N. gracilis, N. flexipes.

V. ECOLOGIE REGIONALE ET AFFINITES ECOLOGIQUES INTERSPECIFIQUES

1. Caractères de l'Ecologie pélagique

Pour les animaux situés à un niveau élevé dans la chaîne alimentaire, comme le sont les Euphausiacés, les relations entre la distribution des organismes et celle des paramètres physico-chimiques du milieu n'apparaissent que de manière très floue, décalées dans le temps et déformées dans l'espace. Dans le cas particulier de ce groupe, deux autres facteurs viennent gêner de surcroît les recherches écologiques : d'une part, l'extrême hétérogénéité des répartitions grèvant la fiabilité des données et paralysant l'analyse statistique, d'autre part, le fait que les espèces méso- et bathypélagiques, qui constituent une grande partie de notre matériel, se révèlent en général cosmopolites.

La littérature met bien en évidence ces caractères : si, dans des conditions locales particulières bien tranchées, où des masses d'eau très différentes viennent en contact, des relations espèces-environnement peuvent être décelées (WILLIAMSON 1956; FURNESTIN 1957, 1964 et 1970; BARY 1959 a, b, c; ANRAKU 1962 et 1964a;SOULIER 1965; THIRIOT 1965), de tels rapports n'apparaissent en général qu'à une échelle océanique considérable (BARY, 1970; BRODSKIY,1959; KING et DEMOND 1953; KING et DOTY 1957; BOGOROV 1959 b; ARON 1962 a; BEKLEMISHEV 1966 a et b; EBELING 1967; HEINRICH 1968 a; LUBNY - GERTZYK 1968; BOGOROV et VINOGRADOV 1971; TIMONIN 1969), et permettent alors de délimiter les biotopes des différentes espèces (cf. BIERI 1959 pour les Chaetognathes, BRINTON 1962 b pour les Euphausiacés). BEKLEMISHEV (1959) remarque en effet que l'uniformité de l'habitat océanique conduit à de très vastes zones de répartition, surtout dans le milieu tropical particulièrement homogène; DIMOV (1962) constate de même que "les courants marins forment des entités très stables, des masses d'eau dont la constance sur une grande étendue se retrouve dans la faune planctonique qu'ils contiennent".

Aussi les tentatives faites pour établir des rapports espèces-masse d'eau sur une échelle modeste se soldent-elles en général par un échec (KING et HIDA 1955 et 1957 a; VINOGRADOV et VORONINA 1966; ROGER 1968 b); en ce qui concerne les Euphausiacés, CHIBA, TSURUTA et MAEDA (1955) notent en particulier que T. tricuspidata et S. carinatum ne présentent pas de variations significatives d'abondance dans les différentes masses d'eau équatoriales. De plus, si les organismes superficiels accusent une certaine sensibilité à l'environnement (BAKER 1965), les espèces méso- et bathypélagiques se révèlent cosmopolites et la compréhension de leur écologie demeure particulièrement délicate (PONOMAREVA 1963; NEMOTO 1969). Quand bien même une relation

espèce-masse d'eau est mise en évidence, la signification de cette association s'avère douteuse, les répartitions biologiques et physico-chimiques pouvant ne devoir leur similitude qu'à l'existence d'une cause commune, de nature dynamique par exemple (BRINTON 1960).

Parmi les facteurs du milieu qui influent sur les distributions, la température, la salinité et la teneur en oxygène sont les plus fréquemment cités (DROBYSHEVA 1963, ROGER 1966 etc...), les deux premiers de ces paramètres pouvant intervenir par leurs effets osmotiques sur les cellules et les tissus (SCHLIEPER 1959). Toutefois, de nombreux auteurs insistent sur la résistance des organismes planctoniques aux variations du milieu, sur la gamme très vaste des conditions rencontrées journellement au cours des migrations verticales, et doutent de leur influence sur les répartitions (HOPPER 1960; VINOGRADOV et VORONINA 1961; KINZER 1966; LONGHURST 1967a;TEAL et CAREY 1967 b). Il faut bien se rendre compte en effet que si température, salinité et teneurs en oxygène constituent les paramètres les plus souvent mentionnés, c'est avant tout en raison du fait que ce sont les plus accessibles à la mesure, mais cela n'implique nullement qu'ils aient une plus grande importance que d'autres facteurs plus subtils, d'accès moins évident (RAE 1960, FURNESTIN 1970). Les conditions trophiques en particulier sont parfois considérées comme premières responsables de la forme des distributions (VINOGRADOV, VORONINA et SUKHANOVA 1961; VINOGRADOV 1966; VINOGRADOV, GITELZON et SOROKIN 1970), tandis que d'autres auteurs définissent les conditions d'un habitat pélagique dans des termes aussi vagues que "une nourriture suffisante" et "une température supportable" (JOHNSON et BRINTON 1963).

Les tendances écologiques actuelles insistent sur la nécessité, dans l'étude des rapports entre les organismes et le milieu, de considérer des unités taxonomiques plus restreintes que l'espèce, telles que sous-espèces ou races géographiques (BRODSKIY 1965; FLEMINGER, communication personnelle), ce qui suppose un énorme travail systématique préalable.

Nous étudierons successivement au cours de ce chapitre les caractères écologiques des différentes régions prospectées (écologie régionale) puis les tendances écologiques des diverses espèces en fonction de leurs réactions au milieu (écologie spécifique); nous terminerons par une tentative de groupement des espèces par affinités écologiques.

2. Ecologie régionale et diversité

2.1. Caractères des différentes régions et de leurs populations

Les cinq régions définies au chapitre Zoogéographie possèdent toutes une individualité assez marquée, bien que plusieurs d'entre elles soient liées dans l'espace ou dans le temps. L'aire prospectée permet en particulier de confirmer la distinction à établir entre les populations des zones stables et pauvres (eaux tropicales) et celles des eaux bénéficiant d'une source d'enrichissement, upwelling ou divergence (cf. HEINRICH 1962 b; LONGHURST 1967 b).

La zone E est biologiquement la plus "jeune", proche de l'origine du courant Sud-équatorial, doublement enrichie par les apports du courant du Pérou qui est l'une des régions les plus productives du globe, et par une intense divergence équatoriale; nous y trouverons par conséquent une biomasse planctonique élevée, dominée par quelques espèces très abondantes (diversité faible), principalement herbivores. Le transport vers l'ouest des masses d'eau s'accompagne d'une évolution régulière des caractéristiques biologiques dans le sens d'un appauvrissement des eaux de surface (selon un processus décrit par VINOGRADOV, GITELZON et SOROKIN 1970) et d'un "vieillissement" de la structure des populations; de la zone E aux zones C puis A, nous observerons donc une diminution de la biomasse, une augmentation de la diversité et une proportion de carnivores de plus en plus grande.

Une transition de nature différente existe selon un axe nord-sud dans le Pacifique ouest, entre les régions A et B. Ici en effet, seul le facteur espace joue, sous forme du passage d'une faune tropicale à une faune équatoriale : il n'y a plus succession de structures comme dans le Pacifique équatorial d'est en ouest, mais seulement transition entre deux milieux qui se trouvent géographiquement adjacents sans que l'un représente l'évolution biologique de l'autre. Le contraste entre la zone B, milieu tropical pauvre et homogène et la zone A plus riche et à plus faible diversité, ne possède donc pas la même signification que le phénomène apparemment identique observé entre les régions E, C et A.

La région D, très isolée, située dans le "gyral" subtropical du Pacifique sud-est, apparaît très éloignée des phénomènes d'enrichissement (upwelling ou divergence), tandis qu'une stratification extrêmement stable interdit l'apport en surface des sels nutritifs des couches profondes. Nous nous trouvons donc dans une région tropicale oligotrophe typique, dont la biomasse planctonique est très basse, à forte diversité, composée en grande partie d'espèces carnivores.

La structure trophique des populations des diverses zones sera reprise en détail au chapitre Nutrition.

2.2. Diversité

2.2.1. Généralités et choix d'un indice

La notion de diversité et sa signification ont été longuement développées par les auteurs et nous n'y reviendrons pas ici (cf. en particulier MARGALEF 1957 et 1969). Nous devons par contre justifier le choix de l'indice utilisé, en l'occurrence celui de SHANNON-WIENER

$$Is = - \sum p_i \cdot \log_2 p_i \quad \text{(en bit/espèce)}$$

avec $p_i = n_i/N$

n_i = effectif de l'espèce considérée

N = effectif total.

La diversité étant maximale lorsque toutes les espèces sont représentées par le même nombre d'individus, son expression sera :

$$I_{max} = \log_2 n$$

avec n = nombre d'espèces

L'indice de SHANNON-WIENER (I_s), tout comme celui de MARGALEF (I_m), tient compte à la fois du nombre d'espèces en présence et de leur agencement dans la communauté, c'est-à-dire de l'abondance de chacune d'entre elles. GUERE-DRAT, GRANDPERRIN et ROGER (sous presse) ont montré que I_s pouvait se substituer à I_m dans le cas des grands effectifs (en pratique, supérieurs à 100). Rappelons en effet qu'on a toujours $I_m < I_s$ puisque, dans le calcul de I_m on tient compte des signaux déjà sortis pour le calcul de l'information apportée par les suivants : la quantité moyenne d'information par signal décroît donc régulièrement, et est nulle pour le dernier signal qui se trouve parfaitement déterminé. Dans le calcul de I_s au contraire (dont l'intérêt pratique est d'employer l'approximation de STIRLING pour le calcul des factorielles), on admet que chaque signal apporte la même quantité d'information quel que soit le nombre de ceux qui l'ont précédé (cf. FRONTIER 1969) : l'écart entre I_m et I_s est par conséquent d'autant plus fort que les abondances sont faibles. L'immense majorité de nos récoltes ayant un effectif largement supérieur à 100 individus, nous avons pensé que l'emploi de I_s était acceptable comme mesure de la diversité.

2.2.2. Evolution géographique de l'indice de diversité

Nous avons vu au paragraphe 2.1. qu'on observait une double évolution, est-ouest dans le cas des régions E ⟶ C ⟶ A, nord-sud (de signification différente) pour les régions A - B. Nous allons examiner ces deux séries sous l'aspect de la diversité, et nous terminerons par l'étude de la région tropicale oligotrophe D.

2.2.2.1. Evolution est-ouest dans le Pacifique équatorial (cf. GUEREDRAT, GRANDPERRIN et ROGER, sous presse)

Nous avons calculé les indices de diversité correspondant aux 33 stations de la croisière "Alizé", la diversité maximale, ainsi que le rapport I_s/I_{max}; ces données sont reportées dans le tableau 33. La figure 52 représente graphiquement la distribution de I_s, qui apparaît sensiblement identique à celle de I_s/I_{max}. On remarque un certain nombre de mesures aberrantes (stations 23, 27, 36, 38) se traduisant par un indice de diversité faible par rapport aux stations voisines; l'origine de ces anomalies réside dans les phénomènes d'essaims (de E. diomedae en l'occurrence, cf. Annexe Liste des récoltes) qui aboutissent à la dominance d'une seule espèce, et par conséquent à une chute de la diversité.

L'analyse de la distribution de la diversité le long de l'équateur a été développée par GUEREDRAT, GRANDPERRIN et ROGER (sous presse), et nous n'en reprendrons ici que les grandes lignes. L'examen de la figure 52 permet de constater :

A/ à l'est, de 90°W à 125°W, une diversité faible, comprise entre 0,4 et 1,2.

B/ de 125°W à 180°, une augmentation régulière de I_s, qui passe de 0,4-0,6 à 2,2-2,7.

C/ à l'ouest de 180°, une diversité élevée (I_s = 2,2 à 2,7). Cette évolution très nette de l'indice de diversité correspond parfaitement à ce que nous avons décrit du milieu et aux effets que nous pouvions en attendre sur une population planctonique : le milieu riche de l'est (biomasse élevée, diversité faible) évolue vers l'ouest en s'appauvrissant progressivement (chute de la biomasse, augmentation de la diversité).

Nous pouvons en conclure que l'emploi de la notion de diversité a permis d'aboutir à une description très cohérente du système équatorial en mesurant les caractères du peuplement, dont la structure est-ouest peut ainsi être superposée à celle du milieu.

TABLEAU 33. Diversité le long de l'équateur (Croisière "Alizé").

Station	Longitude	I_s	I_s/I_{max}
2	92°20 W	1,03	51 %
3	95°28 W	1,07	43 %
4	98°18 W	0,62	20 %
5	101°14 W	1,15	35 %
6	103°48 W	1,02	34 %
7	106°45 W	1,06	33 %
8	109°10 W	0,62	20 %
10	115°40 W	0,54	16 %
11	118°27 W	0,77	25 %
12	120°45 W	0,45	17 %
13	123°35 W	0,39	12 %
14	125°53 W	0,77	23 %
15	128°26 W	1,36	41 %
16	131°42 W	2,17	72 %
17	134°46 W	1,12	35 %
18	137°45 W	1,74	49 %
23	145°06 W	0,38*	13 %
24	148°07 W	1,29	39 %
25	151°15 W	1,13	68 %
26	154°38 W	2,23	75 %
27	158°10 W	0,41*	11 %
28	161°06 W	1,89	53 %
29	164°15 W	1,68	49 %
30	167°30 W	2,42	76 %
31	170°30 W	1,90	58 %
32	174°10 W	2,74	73 %
33	177°30 W	2,37	66 %
34	179°00 E	2,17	66 %
35	176°06 E	2,65	74 %
36	172°30 E	1,54*	45 %
37	169°00 E	2,28	60 %
38	166°00 E	0,84*	24 %
39	162°45 E	2,68	67 %

* aberrant, dû aux essaims de E. diomedae

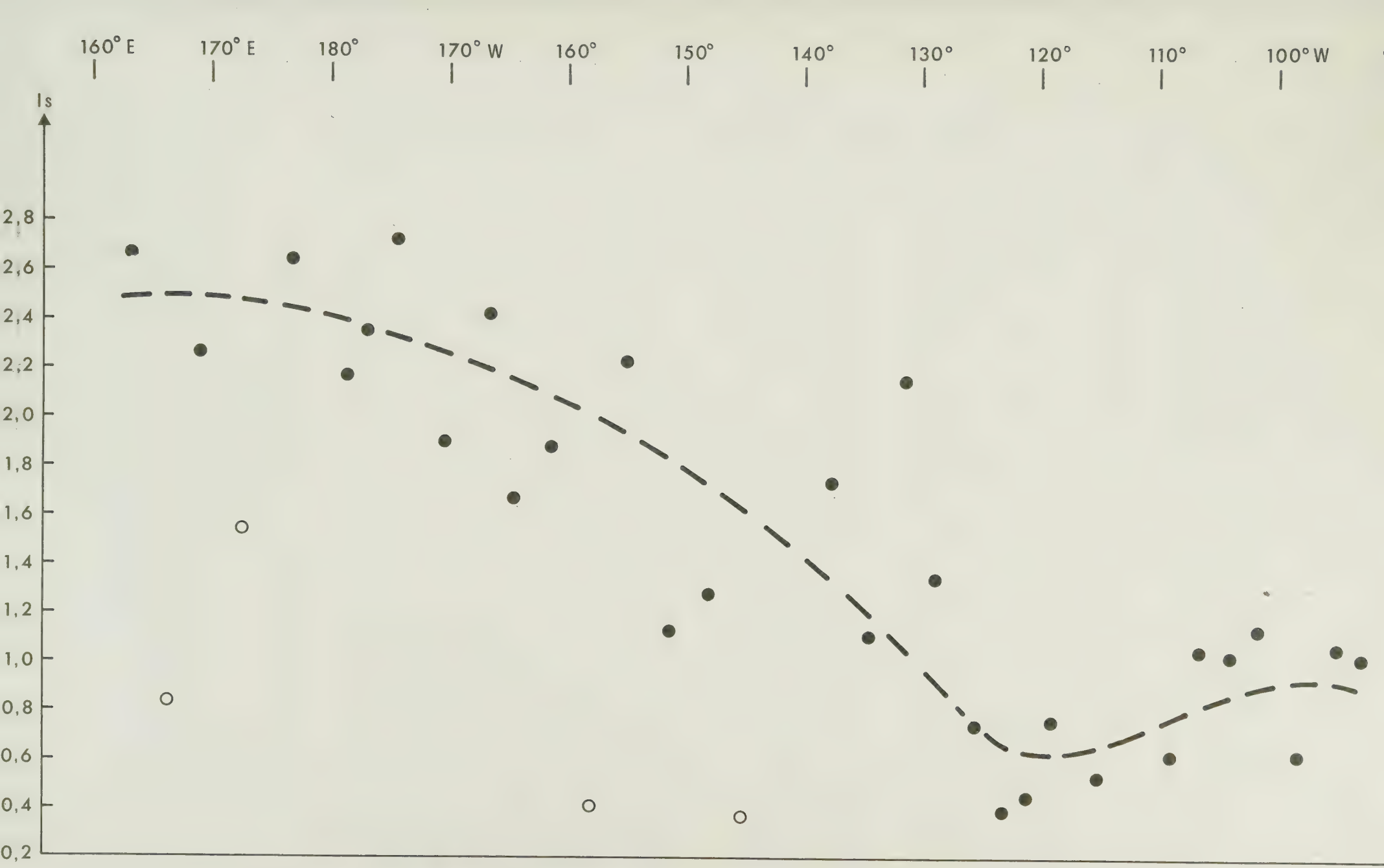


Fig.52 _ Diversité le long de l'équateur _ ○ Essaims de E. diomedae _

2.2.2.2. Evolution nord-sud dans le Pacifique ouest :

le calcul de I_s pour les 16 stations 0-1 200m de la croisière "Bora" IV (20°S - 4°N sur 170°E) est reporté graphiquement sur la figure 53. On y constate bien :

A/ une diversité assez forte dans la zone tropicale pauvre (20°S-7°S) : I_s moyen = 3,74

B/ une diversité plus faible dans la zone équatoriale riche (7°S-4°N) : I_s moyen = 2,39. On peut remarquer par ailleurs que cette valeur correspond parfaitement à celles (I_s = 2,2 à 2,6) qui avaient été trouvées dans la même région au cours de la croisière "Alizé" (cf. § 2.2.2.1. et fig. 52)

C/ la chute brutale de la diversité causée par les essaims (à 0° et 1°N).

Ainsi que nous l'avons déjà souligné, cette évolution nord-sud de la diversité est de nature essentiellement différente de celle constatée dans le sens est-ouest : alors que cette dernière traduisait l'évolution d'un écosystème, nous ne mettons ici en évidence qu'une différence entre deux biotopes qui ne sont liés par aucune succession écologique.

2.2.2.3. La diversité dans le Pacifique central sud (zone D).

Nous avons caractérisé cette région comme un milieu tropical stable, oligotrophe, supportant une biomasse planctonique très faible. On peut donc s'attendre à y trouver des populations à fort indice de diversité. En effet le I_s moyen calculé pour l'ensemble des stations 0-350m de nuit de la croisière "Brisants" s'élève à 2,69. Cette valeur correspond aux plus élevées de la zone A. On peut toutefois s'étonner que la diversité de la zone D soit inférieure à celle de la zone B. La cause en est probablement dans une défectuosité de l'échantillonnage réalisé au cours de "Brisants", en particulier une importante sous-estimation des organismes de petite taille, et par conséquent la reconnaissance d'un nombre d'espèces inférieur à la réalité.

2.2.2.4. Conclusions sur les variations géographiques de l'indice de diversité

La figure 54 schématise les observations reportées au cours des trois paragraphes précédents. Elle met particulièrement en évidence :

A/ le contraste entre la diversité forte des régions tropicales et la diversité faible à moyenne de la région équatoriale

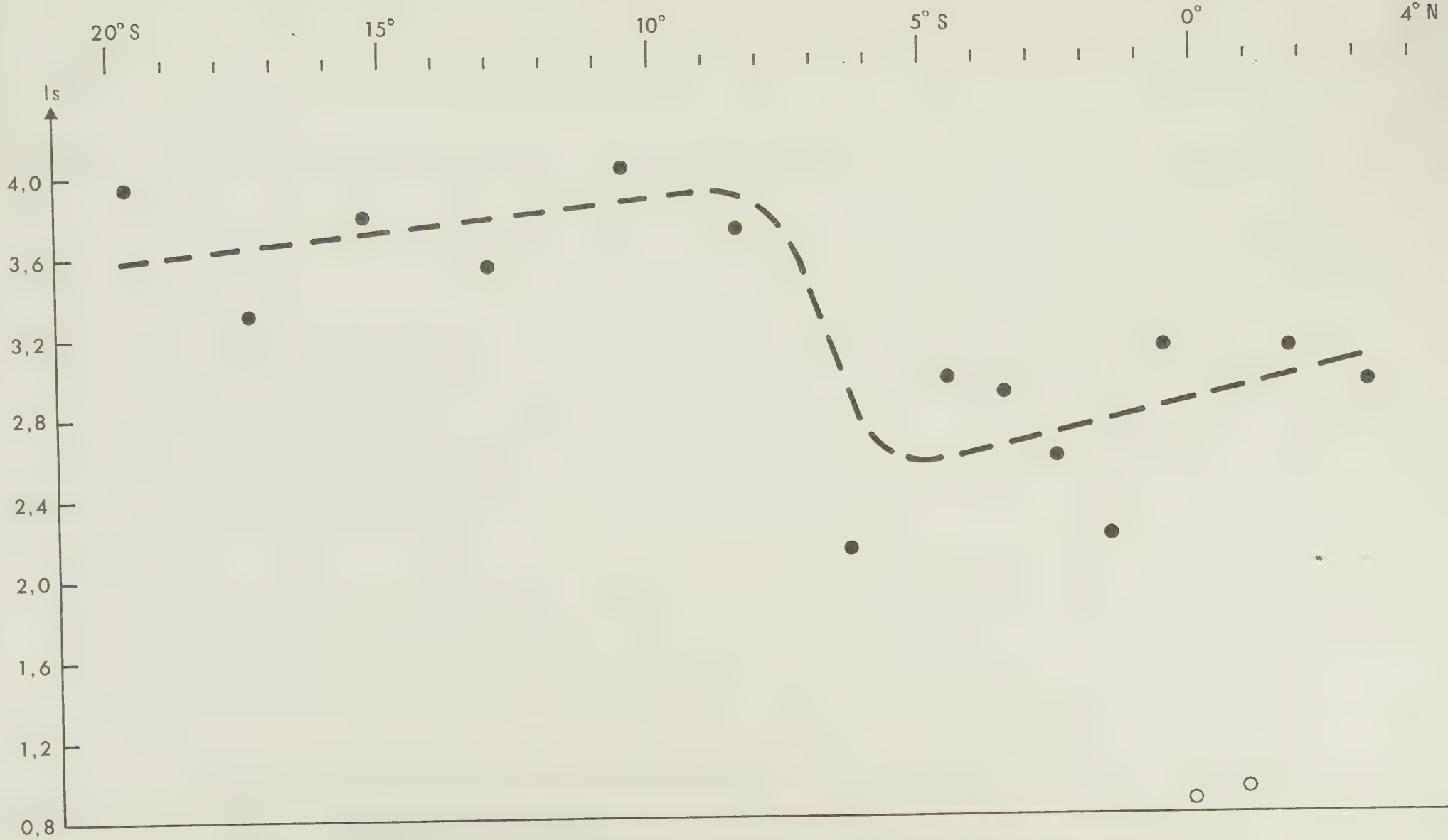


Fig. 53 _ Evolution N-S de la diversité sur 170° E _ ○ Essaims de E. diomedae _

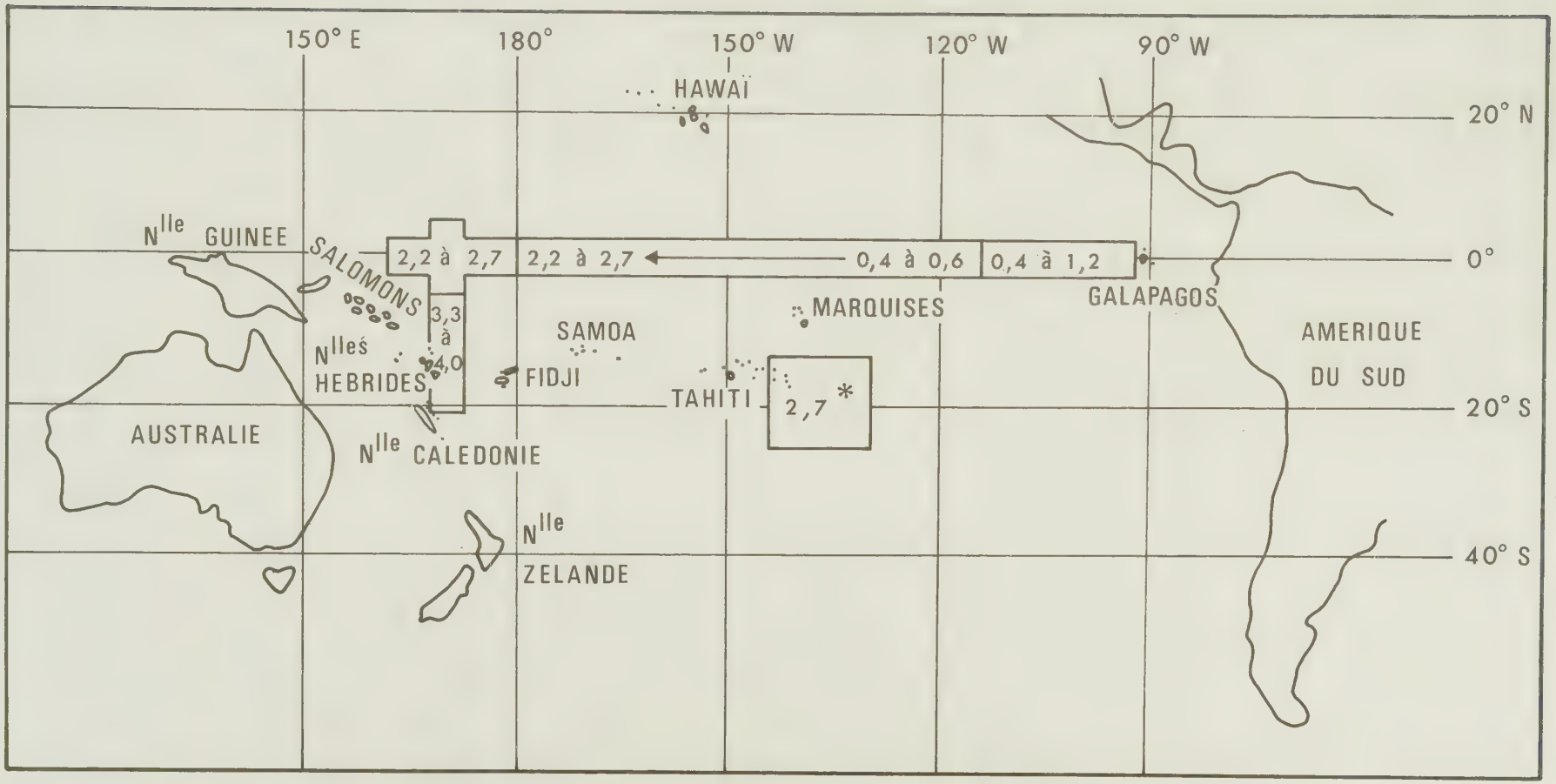


Fig. 54 _ Distribution géographique de l'indice de diversité _
*Valeur probablement sous-estimée (échantillonnage défectueux)

B/ l'augmentation de la diversité de l'est vers l'ouest sur l'équateur.

Enfin, il convient de souligner à nouveau que ces valeurs de la diversité fournissent sur la structure des peuplements des indications qui concordent remarquablement bien avec celles issues de l'étude de la distribution des biomasses.

3. Ecologie spécifique

3.1. Influence du milieu sur la répartition des espèces

Ainsi que nous l'avons fait observer au début de ce chapitre, les Euphausiacés se trouvent à un niveau trophique suffisamment élevé pour que les relations entre leurs distributions et celles des paramètres physico-chimiques demeurent très floues, et ne puissent être mises en évidence qu'à une très vaste échelle. L'examen de notre matériel souligne bien cette caté- caractéristique. On constate en effet :

- d'une part, des différences évidentes entre les faunes de régions très éloignées les unes des autres dont les caractéristiques divergent profondément (régions A/E/D par exemple);

- d'autre part, le peu d'influence (à court terme du moins) que les variations du milieu exercent sur la répartition des espèces.

Nos données en fournissent deux exemples particulièrement nets :

A/ Dans le Pacifique équatorial central (croisières "Caride") le courant sud-équatorial semble décrire un méandre semi-permanent, de telle sorte que les stations effectuées en milieu de croisière se situent dans une masse d'eau Nord différente de celle où s'effectuent les prélèvements en début et fin de campagne. Ce processus fut particulièrement marqué au cours de "Caride" I (HISARD, communication personnelle).

Or, si l'examen des récoltes conduit à constater une légère augmentation des effectifs pour 4 espèces sur 22 et une diminution pour 1 espèce vers le milieu de la croisière, aucune des variations n'est significative, et 17 espèces ont une abondance sensiblement constante d'un bout à l'autre de la radiale.

B/ Dans le Pacifique équatorial ouest (croisières "Cyclone"), un appauvrissement flagrant, lié à l'intrusion d'une eau venue du nord de la Nouvelle-Guinée a été observé au cours de la croisière "Cyclone" III. Or, si on observe bien que 12 espèces sur 17 y ont une abondance inférieure à leur

moyenne annuelle, pour 10 d'entre elles la variation n'est pas significative, et aucun bouleversement de la composition spécifique de la faune n'est apparent.

3.2. Ecologie verticale

La connaissance des distributions verticales, des organismes d'une part et des paramètres du milieu d'autre part, permet d'évaluer, au moins approximativement, les caractéristiques des biotopes diurne et nocturne qu'ils occupent. Les données de cette analyse se trouvent dans le chapitre Distributions Verticales. Il serait fastidieux et sans intérêt d'énumérer successivement les différents facteurs du milieu, dans la mesure où l'action particulière de chacun d'eux sur les animaux est inconnue; c'est pourquoi nous n'avons fait figurer, dans le tableau 34, que la valeur de la température pour donner une idée de l'amplitude des variations subies en 24 heures par les espèces, pour un paramètre dont l'importance biologique est vraisemblablement primordiale. Les petits migrateurs sont assimilés aux sédentaires dans l'estimation de leur répartition verticale; les températures estimées ont été déduites des données obtenues au cours d'une croisière présentant une situation thermique moyenne ("Caride" V). Par ailleurs, on peut penser que, en ce qui concerne les migrateurs, la durée du séjour dans chaque biotope, diurne et nocturne, est de l'ordre de 8 à 10 heures, les 2 à 4 heures restantes par demi-journée étant occupées par des migrations verticales rapides.

On constate à l'examen du tableau 34 :

- d'une part, une différence importante entre les conditions d'existence des espèces superficielles qui vivent à des températures de 16-25° C, et celles des espèces profondes soumises en permanence à des températures de 5-12°C, avec les conséquences probables de ces environnements opposés sur la biologie de leurs habitants respectifs.

- d'autre part, que l'amplitude de la variation thermique subie journellement par les grands migrateurs atteint des valeurs aussi élevées que 13-18°.

On peut s'attendre par conséquent, en fonction de ces conditions très variables selon les espèces, à des différences sensibles de leur biologie.

TABLEAU 34. Biotopes occupés par les espèces

A/ Sédentaires ou petits migrateurs

Espèces	Profondeur (m)	Température
S. carinatum E. tenera	0–150	25–16°
S. affine	50–150	25–16°
S. abbreviatum S. longicorne	50–300	25–12°
S. maximum N. tenella	150–500	16°– 7°
S. elongatum	300–600	12°– 7°
N. boopis	300–800	12°– 5°
B. amblyops	plus de 600	moins de 7°

B/ Migrateurs

Espèces	Jour		Nuit	
	Profondeur	Température	Profondeur	Température
E. diomedae	50–600	25–7°	0–100	25–23°
T. tricuspidata	300–600	12–7°	0–100	25–23°
T. aequalis	300–600	12–7°	50–100	25–23°
E. paragibba	400–600	10–7°	0–100	25–23°
N. microps	200–600	13–7°	80–300	24–12°
N. gracilis N. flexipes	400–600	10–7°	80–300	24–12°
T. monacantha	400–600	10–7°	70–300	24–12°
T. orientalis T. pectinata	400–600	10–7°	100–300	23–12°
E. gibboides	400–600	10–7°	160–300	16–12°
T. cristata	+ de 600	– de 7°	300–600	12–7°

3.3. Caractérisation des espèces

Parvenu presque au terme de l'étude de notre matériel sur les plans zoogéographique et écologique, nous disposons maintenant d'un certain nombre de caractéristiques pour chacune des espèces. Au cours des chapitres qui précèdent, on a en effet indiqué pour chacune d'entre elles :

- la façon dont sa représentativité pouvait être assurée dans nos récoltes (ch. II A.3).
- ses caractéristiques morphologiques (taille en particulier) et les grandes lignes de sa répartition (ch. III B).
- sa distribution quantitative dans les différentes zones prospectées (ch. III C).
- ses caractéristiques de distribution (ch. III D).
- l'amplitude de ses variations saisonnières (ch. III E).
- sa répartition verticale et ses migrations nycthémérales (ch. IV).
- la nature de ses habitats diurne et nocturne (ch. V 3.2.).

Ces données fourniront des indications utiles au moment de l'étude de la biologie des espèces, en apportant des précisions sur les températures supportées, qui influent sur les rythmes de développement et de reproduction, ou sur les courants rencontrés, qui rendent compte de la dispersion des populations.

4. Affinités interspécifiques

Ayant décrit pour toutes les espèces les distributions quantitatives observées dans les différentes régions, il nous reste à établir si plusieurs d'entre elles montrent des tendances écologiques semblables, c'est-à-dire si elles colonisent préférentiellement les mêmes régions.

4.1. Choix des critères

La première question qui se pose est de savoir quel paramètre sera choisi comme traduisant le mieux la "prospérité" des organismes, le "fit" écologique entre une espèce et un milieu. Dans la pratique, on a le choix entre l'abondance intrinsèque des animaux (par exemple le nombre moyen d'individus récoltés par trait de 5 000m)et le pourcentage que l'espèce étudiée représente par rapport à la population totale. Nous avons choisi ce dernier critère, en fonction de deux considérations principales :

A/ on constate dans la région équatoriale une richesse telle que la plupart des espèces y montrent une abondance intrinsèque plus forte que dans les autres zones : même si une espèce n'y constitue qu'une petite fraction de la population totale, ses effectifs, en raison de la richesse générale du milieu, se montrent supérieurs à ceux qu'elle possède dans une zone plus pauvre au sein de laquelle elle constitue une part importante de la population totale. L'emploi des nombres d'organismes récoltés eût évidemment conduit dans ce cas, de façon erronée, à considérer le milieu équatorial comme optimum pour la plupart des espèces.

B/ indépendamment du problème que nous venons d'exposer, il paraît intuitivement plus logique d'évaluer le "fit" entre une espèce et un milieu par l'estimation du pourcentage des ressources totales disponibles que l'espèce en question est capable de s'approprier. Cette notion se traduit parfaitement par l'utilisation du pourcentage de l'espèce par rapport à la population totale, paramètre que dès 1952 MOORE qualifiait d'ailleurs du terme révélateur de "prospérité".

Ayant choisi le critère de caractérisation écologique, nous avons classé, pour chaque espèce, les régions dans l'ordre décroissant de l'importance qu'elle y occupe en pourcentage (tableau 35). Les espèces limitées à un certain biotope n'ont pas été considérées ici, l'évidence de leur répartition rendant inutile une telle analyse; ce sont E. gibboides, E. eximia et E. distinguenda limités au Pacifique équatorial est, T. obtusifrons, T. subaequalis, E. brevis, E. mutica, E. fallax et N. atlantica, exclusivement tropicaux.

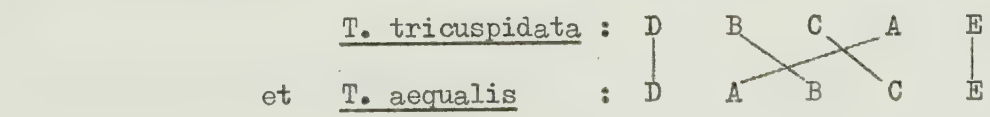
La critique principale qui puisse être opposée à ce procédé, commune à tous les tests de rang, réside dans le fait que toute la valeur des conclusions dépend de la significativité du classement des régions par ordre "préférentiel" pour chaque espèce. Par exemple, T. tricuspidata constituant 19,1 % de la population totale dans la zone D et 16,7 % de celle de la zone E, cette dernière sera classée après la zone D pour cette espèce; nous admettons donc implicitement que 19,1 % est significativement différent de 17,1 %.

Sur l'ensemble des 600 stations étudiées, la recherche des seuils de signification eût nécessité des moyens de calcul que nous ne possèdons pas; on a dû se contenter de vérifier, dans toute la mesure du possible, le bien fondé des classements à partir des données zoogéographiques disponibles dans la littérature.

TABLEAU 35. Importance des espèces dans les différentes régions (en %, par ordre décroissant). Le signe / sépare deux régions dans lesquelles l'espèce est représentée par le même pourcentage.

Espèces	Régions (% décroissant) →
T. cristata	D A B C E
T. tricuspidata	D B C A E
T. orientalis	A B C / E D
T. monacantha	C A B D E
T. pectinata	D B A C E
T. aequalis	D A B C E
S. carinatum	C B D A E
S. abbreviatum	B D C A E
S. maximum	A D B C E
S. elongatum	B D A C E
S. affine	C A B D / E
S. longicorne	B A D C E
E. diomedae	A C B E D
E. paragibba	B C A D E
N. tenella	A B C E D
N. microps	A B C D E
N. gracilis	C A E B D
N. flexipes	D B E C A
N. sexspinosus	D B A C / E
N. boopis	B A D C E

A partir du tableau 35, on a exprimé la similitude ou la divergence des répartitions d'espèces dans les différentes régions par l'utilisation d'un procédé graphique très simple pour lequel nous proposons le nom de "Cotation de Misfit". Elle mesure en effet la différence des classements entre deux espèces par le nombre de croisements obtenus en reliant les régions homologues. Ainsi, entre :



il existe un Misfit 2.

Il est évident que deux espèces ayant un même classement, c'est-à-dire ayant colonisé les différentes régions selon un même ordre préférentiel, auront un Misfit nul (aucun croisement) :

T. orientalis	: A	B	C	E	D
	|	|	|	|	|
N. tenella	: A	B	C	E	D

alors que le Misfit maximum, égal à 10 dans le cas de 5 régions, sera obtenu lorsque deux espèces présenteront un classement inverse. Dans nos données, le Misfit le plus élevé a été de 9 (entre E. diomedae : ACBED, et N. flexipes : DBECA).

Cette méthode offre l'avantage d'être extrêmement rapide dans le cas d'un petit nombre de points à relier (jusqu'à 8 environ). Lorsque le classement se compose d'une série plus longue, il devient plus avantageux d'utiliser un test calculé, celui de Spearman par exemple, qui peut être adapté à un tel cas en modifiant la présentation du classement afin que l'écart de rang entre deux points ne tienne pas compte de la valeur absolue de ces points (l'inversion de deux régions doit être mesurée par un même nombre quel que soit le numéro de ces régions, le point A n'ayant pas une valeur intrinsèque plus élevée que le point B par exemple).

Le coefficient de rang de Spearman s'écrit :

$$R = 1 - \frac{6 \leqslant d^2}{n^3 - n}$$

où n représente le nombre de points composant le classement (ici 5, d'où $n^3 - n = 120$) et d les différences de rang.

Ainsi, dans le couple T. aequalis/T. tricuspidata, le test Spearman donnera :

T. aequalis	:	D	A	B	C	E
rang	:	1	2	3	4	5
d	=	0	1	1	2	0
rang	:	1	3	4	2	5 (par rapport à T. aequalis)
T. tricuspidata	:	D	B	C	A	E

d'où $d^2 = (1)^2 + (1)^2 + (2)^2 = 6$

et $R = 1 - \frac{6 \times 6}{120} = 0,70$

L'avantage de ce test est de permettre le calcul d'un seuil de signification, ce qui n'est pas le cas de la cotation Misfit qui pourra seulement être qualifiée de "faible" de 0 à 3, "moyenne" de 4 à 6 et "forte" de 7 à 10 (dans le cas de classements à 5 points).

Afin de tester la validité de la cotation Misfit que nous proposons, on a calculé parallèlement la valeur du coefficient de Spearman pour 9 couples d'espèces dont les Misfits s'étagent de 0 à 9. La relation Spearman/Misfit est indiquée sur la figure 55; on y constate une fonction sensiblement linéaire, qui permet de considérer la cotation Misfit comme valable, et particulièrement avantageuse dans notre cas en raison de son extrême rapidité.

Le tableau 36 représente la table des Misfits obtenus pour les 20 espèces retenues.

4.2. Groupes écologiques

En groupant entre eux les couples d'espèces dont le misfit est faible (0 à 3), on obtient des groupes écologiques, chacun étant constitué d'espèces qui colonisent préférentiellement les mêmes régions (misfits intra-groupe faibles); entre les espèces de deux groupes différents, les misfits sont élevés (misfits inter-groupes élevés). On met ainsi en évidence trois groupes écologiques :

GROUPE I : rassemble les espèces qui s'avèrent particulièrement importantes dans les eaux tropicales, biotope où elles accaparent la plus grande partie des ressources disponibles. Dans la zone équatoriale, leur abondance, négligeable à l'est, augmente progressivement vers l'ouest. Se compose de 10 espèces : N. boopis, S. longicorne, S. maximum, S. elongatum, S. abbreviatum, T. cristata, T. tricuspidata, T. pectinata, T. aequalis, N. sexspinosus.

GROUPE II : constitué par les espèces mal adaptées aux biotopes tropicaux oligotrophes, ne prenant leur plein développement que dans les eaux de divergence à productivité élevée (zone équatoriale). Comprend 6 espèces : N. tenella, T. orientalis, T. monacantha, E. diomedae, S. affine, N. gracilis.

GROUPE III : 3 espèces qui apparaissent intermédiaires entre les deux groupes précédents, c'est-à-dire présentant des misfits faibles à la fois avec certaines espèces du groupe I et avec d'autres du groupe II : E. paragibba, N. microps, S. carinatum.

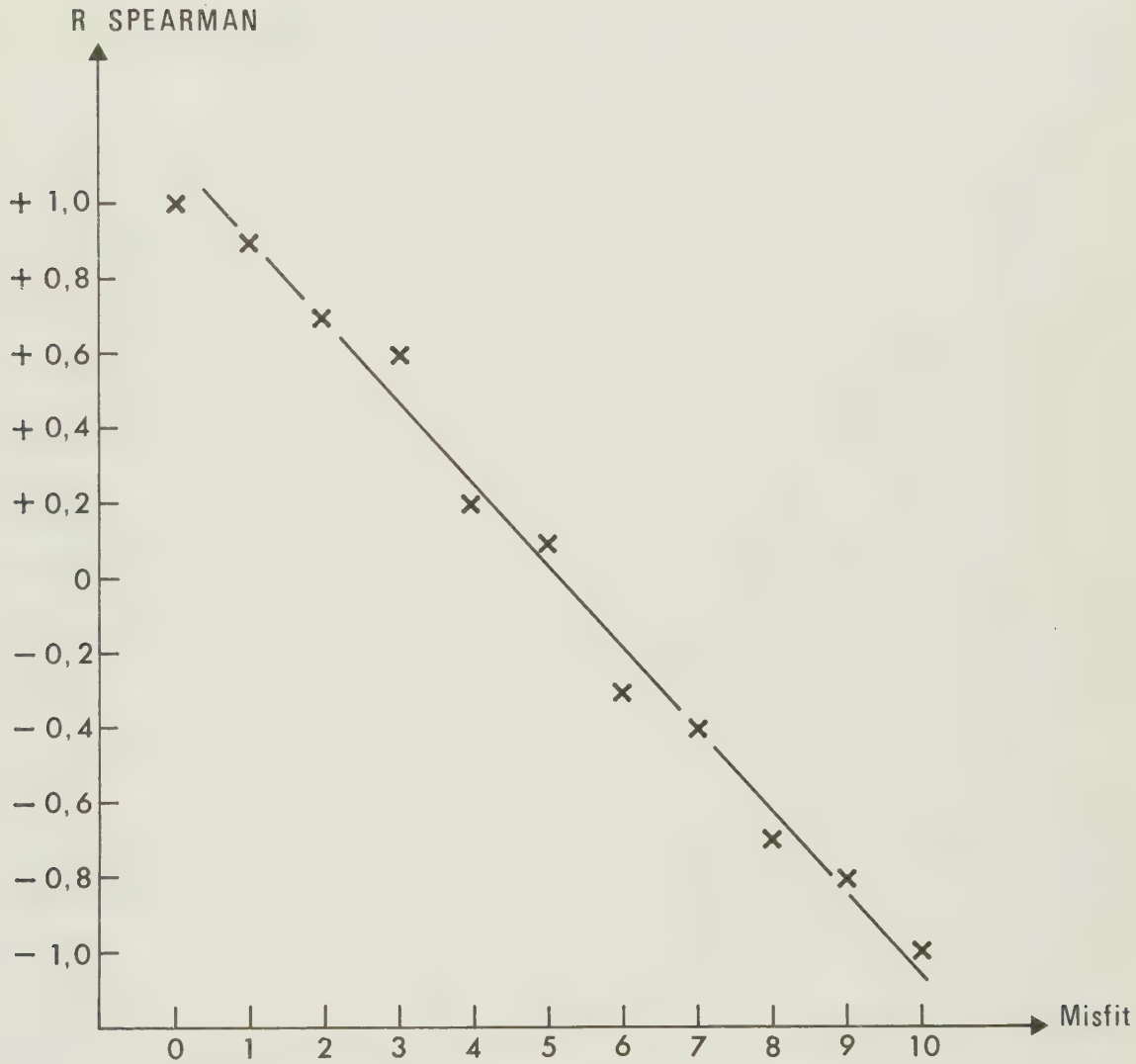


Fig. 55 _ Relation entre le coefficient R de SPEARMAN et la cotation MISFIT_

TABLEAU 36. Table des Misfits

	T. cristata	T. tricuspidata	T. orientalis	T. monacantha	T. pectinata	T. aequalis	S. carinatum	S. abbreviatum	S. maximum	S. elongatum	S. affine	S. longicorne	E. diomedae	E. paragibba	N. tenella	N. microps	N. gracilis	N. flexipes	N. boopis	N. sexspinosus
T. cristata		2	4	5	1	0	5	3	1	2	5	3	5	5	4	3	7	4	3	1
T. tricuspidata			6	5	1	2	3	1	3	2	5	3	7	3	6	5	7	2	3	1
T. orientalis				3	5	4	5	5	3	4	3	3	1	3	0	1	3	7	3	5
T. monacantha					6	5	2	4	4	5	0	4	2	2	3	2	2	7	4	6
T. pectinata						1	4	2	2	1	6	2	6	4	5	4	8	3	2	1
T. aequalis							5	3	1	2	5	3	5	5	4	3	7	4	3	1
S. carinatum								2	6	3	2	4	4	2	5	4	4	5	4	4
S. abbreviatum									4	1	4	2	6	2	5	4	6	3	2	2
S. maximum										3	4	2	4	4	3	2	6	5	2	2
S. elongatum											5	1	5	3	4	3	7	4	1	1
S. affine												4	1	2	2	2	1	7	4	6
S. longicorne													4	2	3	2	6	5	0	2
E. diomedae														4	1	2	2	9	4	6
E. paragibba															3	2	4	5	2	4
N. tenella																1	3	8	3	5
N. microps																	4	7	2	4
N. gracilis																		8	6	8
N. flexipes																			5	2
N. boopis																				2
N. sexspinosus																				

N. flexipes constitue un cas isolé : relié seulement aux espèces les plus typiques du groupe I, il se trouve très éloigné de celles du groupe II dont il est séparé par des valeurs de misfit particulièrement élevées.

Le tableau 37 rassemble les valeurs des misfits après groupement des espèces tel que décrit ci-dessus. Il permet de vérifier que :

- les espèces de chaque groupe présentent entre elles des misfits faibles, compris entre 0 et 3 (à la seule exception du couple S. maximum, S. abbreviatum caractérisé par un misfit 4); au contraire, elles s'opposent aux espèces des autres groupes par des misfits élevés, 4 à 9.

- le groupe III apparaît bien intermédiaire, affichant sensiblement la même gamme de valeurs misfit avec le groupe I qu'avec le groupe II.

- N. flexipes est très éloigné du groupe II (misfits élevés) et ne se raccorde au groupe I que par les espèces les plus typiques de celui-ci.

- enfin, on remarque l'existence d'espèces charnières entre les groupes I et II, reliées entre elles par des misfits moyens. Ainsi, S. maximum, S. longicorne et N. boopis (groupe I) assurent-ils une transition avec le groupe II par des misfits assez faibles (3) avec N. tenella et T. orientalis.

L'ensemble de ces constatations autorise l'élaboration d'un schéma des tendances écologiques qui se manifestent, d'après nos données, pour l'ensemble des Euphausiacés du Pacifique équatorial et sud tropical (fig. 56). Il ne s'agit là que de grandes lignes, avec les erreurs possibles qu'implique un échantillonnage délicat; elles permettent cependant de se faire une idée assez précise des communautés écologiques qui déterminent la structure des peuplements.

—

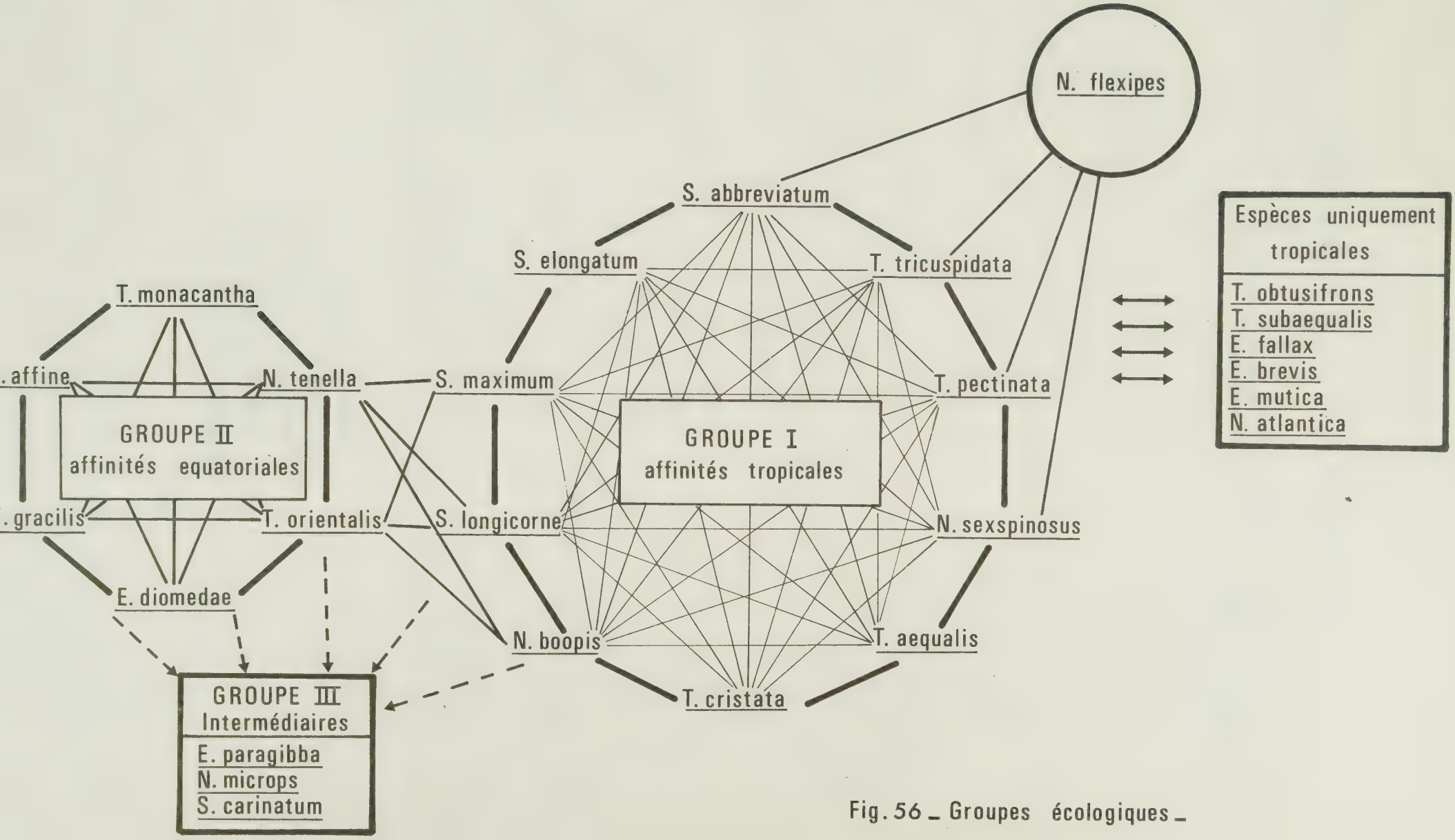


Fig. 56 _ Groupes écologiques _

TABLEAU 37. Valeurs des Misfits, intra- et inter-groupes.

GROUPES	Espèces	Misfit avec les espèces du Groupe I	Misfit avec les espèces du Groupe II
I	T. pectinata	1.1.1.1.1.2.2.2.2.	5.5.6.6.6.8.
	N. sexspinosus	1.1.1.1.1.2.2.2.2.	5.5.6.6.6.8.
	T. tricuspidata	1.1.1.2.2.2.3.3.3.	5.5.6.6.7.7.
	T. aequalis	0.1.1.1.2.2.3.3.3.	4.4.5.5.5.7.
	T. cristata	0.1.1.1.2.2.3.3.3.	4.4.5.5.5.7.
	S. elongatum	1.1.1.1.1.2.2.2.3.	4.4.5.5.5.7.
	S. abbreviatum	1.1.2.2.2.2.3.3.4.	4.4.5.5.6.6.
Espèces de transition	S. maximum	1.1.2.2.2.2.3.3.4.	3(a).3(b)4.4.4.6.
	N. boopis	0.1.2.2.2.2.3.3.3.	3(a).3(b)4.4.4.6.
	S. longicorne	0.1.2.2.2.2.3.3.3.	3(a).3(b)4.4.4.6.
	N. tenella	3(c).3(d).3(e)4.4.4.5.5.5.6.	0.1.2.3.3.
	T. orientalis	3(c).3(d).3(e)4.4.4.5.5.5.6.	0.1.3.3.3.
II	T. monacantha	4.4.4.4.5.5.5.5.6.6.	0.2.2.3.3.
	E. diomedae	4.4.4.5.5.5.6.6.6.7.	1.1.1.2.2.
	S. affine	4.4.4.4.5.5.5.5.6.6.	0.1.1.2.3.
	N. gracilis	6.6.6.6.7.7.7.7.8.8.	1.2.2.3.3.
III	E. paragibba	2.2.2.3.3.4.4.4.5.5.	2.2.3.3.4.4.
	N. microps	2.2.2.3.3.3.4.4.4.5.	1.1.2.2.2.4.
	S. carinatum	2.3.3.4.4.4.4.5.5.6.	2.2.4.4.5.5.
-	N. flexipes	2.2.3.3.4.4.4.5.5.5.	7.7.7.8.8.9.

(a) avec N. tenella
(b) avec T. orientalis
(c) avec S. maximum
(d) avec N. boopis
(e) avec S. longicorne